

SÉRIE A, N° 1083

N° D'ORDRE: 1927

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR LE GRADE

DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Maurice JEAN

1^{re} THÈSE. — ESSAI SUR L'ANATOMIE COMPARÉE DU LIBER INTERNE
DANS QUELQUES FAMILLES DE DICOTYLÉDONES. ÉTUDE
DES PLANTULES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 26 JAN 1927, devant la Commission d'examen.

Président : M. DANGEARD

Examineurs : { M. HEROUARD
M. LUTAUD

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUVE & Cie, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1927

SÉRIE A, N° 1083

N° D'ORDRE: 1927

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR LE GRADE

DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Maurice JEAN

1^{re} THÈSE. — ESSAI SUR L'ANATOMIE COMPARÉE DU LIBER INTERNE
DANS QUELQUES FAMILLES DE DICOTYLÉDONES. ÉTUDE
DES PLANTULES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 26 JAN 1927, devant la Commission d'examen.

Président : M. DANGEARD

Examineurs : { M. HEROUARD
M. LUTAUD

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUBE & Cie, ÉDITEURS

13, RUE RACINE, 13

1927

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires . . . P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.
V. BOUSINESQ.
A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.

	ÉMILE PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	G. KOENIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	E. GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
	P. JANET	Electrotechnique générale.
	F. WALLERANT	Minéralogie.
	H. ANDOYER	Astronomie.
	P. PAINLEVÉ	Mécanique analytique et mécanique céleste.
	E. HAUG	Géologie.
	Gabriel BERTRAND . . .	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE	Physique générale et radioactivité.
	M. CAULLERY	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ	Chimie appliquée.
	G. URBAIN	Chimie minérale.
	Émile BOREL	Calcul des probabilités et Physique mathém.
	L. MARCHIS	Aviation.
	Jean PERRIN	Chimie physique.
	Rémy PERRIER	Zoologie (Enseignement P.C.N.).
	H. ABRAHAM	Physique.
	M. MOLLIARD	Physiologie végétale.
<i>Professeurs</i>	E. CARTAN	Géométrie supérieure.
	L. LAPICQUE	Physiologie générale.
	E. VESSIOT	Théorie des groupes et calcul des variations.
	A. COTTON	Physique générale.
	J. DRACH	Application de l'analyse à la géométrie.
	Charles FABRY	Physique.
	Charles PÉREZ	Zoologie.
	Léon BERTRAND	Géologie appliquée et géologie régionale.
	R. LESPIEAU	Théories chimiques.
	E. RABAUD	Biologie expérimentale.
	P. PORTIER	Physiologie comparée.
	E. BLAISE	Chimie organique.
	P.-A. DANGEARD	Botanique.
	P. MONTEL	Mécanique rationnelle.
	P. WINTREBERT	Anatomie et Histologie comparées.
	O. DUBOSCQ	Biologie maritime.
	G. JULIA	Mathématiques générales.
	A. JOB	Chimie générale.
	A. MAILHE	Étude des combustibles.
	L. LUTAUD	Géographie physique.
	Eugène BLOCH	Physique théorique et physique céleste.



	E. HÉROUARD	Zoologie.
	E. PÉCHARD	Chimie (Enseignement P.C.N.).
	V. AUGER	Chimie analytique.
	M. GUICHARD	Chimie minérale.
	A. GUILLET	Physique.
	C. MAUGUIN	Minéralogie.
	L. BLARINGHEM	Botanique.
	A. MICHEL-LÉVY	Pétrographie.
	A. DERREIMS	Géologie.
	R. DONGIER	Physique du globe.

Secrétaire DANIEL TOMBECK.

Ce travail a été exécuté dans le Laboratoire de Botanique de la Sorbonne sous la haute et bienveillante direction de M. le Professeur Dangeard, membre de l'Académie des Sciences. Je tiens à le remercier pour les conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer et pour le soutien si effectif qu'il sait accorder à tous ses élèves.

Je dois également remercier mon éminent compatriote, M. Adrien Lagourgue, Président du Conseil général de l'Ile de la Réunion, qui me témoigna sa confiance en me soutenant par deux fois devant la Commission des Bourses de la Réunion.

Je les associe tous les deux dans le même hommage affectueux et reconnaissant.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Zoologie. — *Organisation et développement des Bryozoaires.*

Géologie. — *Les axes anticlinaux et synclinaux de la partie N-W du Bassin Parisien et leur répercussion dans le relief de la région.*

Vu et approuvé :

Paris, le 21 décembre 1926.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

C. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. LAPIE.

ESSAI

sur

L'Anatomie comparée du liber interne

dans quelques familles de Dicotylédones

Etude des Plantules

HISTORIQUE

Depuis qu'en 1854, Hartig (20), eût mis en évidence la présence de liber interne dans les faisceaux de « *Cucurbita Pepo* », nombreux sont les auteurs qui explorèrent cette voie nouvelle qui leur était ouverte.

Jusqu'en 1875, Hugo Mohl (24) d'abord, puis Hanstein (21), Sanio (35), Schreiber (36), Vesque (43) signalèrent la présence de formations analogues dans un grand nombre de familles : Apocynées, Asclépiadées, Chicoracées, Convolvulacées, certaines Euphorbiacées, Gentianées, Lythrarées, Convolvulacées..., etc...

Vesque dans son mémoire sur l'« Anatomie comparée de l'Ecorce » admet une triple origine du liber interne.

a) Il peut être primaire et rester en contact avec un cambium qui en augmente l'épaisseur ; Ex : *Tecoma*.

b) Il peut être primaire et s'accroître par un faux cambium de formation postérieure, ou par intercalation ; Ex : *Cestrum aurantiacum*, *Iochroma tubiflora*, *Nolana prostata*..., etc.

c) Il peut être primaire ou secondaire et ne se produire qu'une seule fois, ce qui est toujours du liber interne, ou se reproduire à des intervalles réguliers, et dans ce cas, ce sont des formations qui ont été groupées sous le nom de liber intreligneux.

En 1876, de Bary (4) qualifie de bicollatéraux, tous les faisceaux à double liber, confirmant et généralisant ainsi ce que Vesque avait l'année précédente établi pour un certain nombre de familles seulement. Ce nom de bicollatéral implique, en effet, une origine commune du liber interne et du liber externe, aux dépens du même tissu procambial.

Ce mot nouveau, avec lequel de Bary prétendait caractériser ces formations anormales, va susciter des recherches de plus en plus nombreuses. Jusqu'en 1882 le terme de bicollatéral est maintenu par trois auteurs : Weiss (44), Rutzou (34), Petersen (32), soit par l'étude de familles nouvelles, comme les Oenothéracées, soit par la révision et le complément de toutes celles qui avaient été étudiées jusqu'alors.

Petersen ne donne qu'une description rapide des faisceaux libériens internes ; systématicien avant tout, le simple caractère de présence ou d'absence lui suffit pour la classification de la famille qu'il envisage ; néanmoins, il admet que c'est par un cloisonnement de cellules de l'anneau vasculaire qui sont restées indifférenciées, en dedans des premiers vaisseaux ligneux différenciés, que se forme le liber interne ; il affirme l'existence d'un tel processus pour *Lythrum salicaria*, *Melaleuca densa* ; par contre il est indécis pour *Oenothera odorata*, n'ayant pu préciser la limite de la moelle et de l'anneau vasculaire procambial de cette plante. Il en est de même pour *Campanula latifolia*, où l'auteur se contente de montrer qu'au point de vue génétique, le liber interne se rapproche plutôt des faisceaux que de la moelle.

Enfin Weiss introduit à l'appui de cette idée un fait nouveau : la présence du liber interne dans les pétioles ; de sorte que pour lui, le liber est une trace foliaire au même titre que le faisceau normal.

Ainsi donc, l'ensemble de ces travaux semblait avoir bien établi que le liber interne était une dépendance étroite du faisceau, de par son origine procambiale et aussi parce qu'il se trouvait dans des organes où la moelle n'existe pas.

Cependant, ce ne fut pas l'opinion d'Hérail (22), dans sa thèse sur les Dicotylédones. Après avoir étudié le développement de ce liber dans un certain nombre de familles : Solanées, Cestrinées, Asclépiadées, Cucurbitacées, etc., il rejette le terme de bicollatéral. « J'ai étudié le liber interne dans toutes les familles où on l'a observé jusqu'ici, dit-il, je me suis surtout attaché au développement, et cette étude me contraint à rejeter l'expression de bicollatéral de M. de Bary qui ne me paraît guère devoir être conservée que pour une seule famille, celle des Cucurbitacées. » Il montre en effet que chez les Cucurbitacées, le liber interne provient du même procambium qui a donné naissance aux faisceaux normaux, et n'est pas séparé d'eux par du tissu conjonctif. Mais chez les Solanées, Cestrinées, Nolanées, Apocynées, Asclépiadées..., etc., le liber interne est le plus souvent séparé des faisceaux par du tissu conjonctif, et n'a pas la même origine procambiale: il provient d'un cloisonnement de cellules médullaires; il propose donc le nom de liber médullaire.

A cette conception nouvelle, se rallieront plus tard un certain nombre d'auteurs : mais auparavant, Lignier (29) dans son travail sur l'« Anatomie comparée des Calycanthées, Mélastomacées et des Myrtacées » essaye de concilier les deux thèses. Il met en évidence la présence de liber interne chez les Mélastomacées, et ne le considère que comme des « massifs libéro-ligneux médullaires réduits à leur tissu libérien ». Ailleurs, il croit devoir établir l'existence d'un liber primaire interne et d'un liber secondaire interne « aux dépens d'une zone cambiale peu active, entre le bois et le liber primaire interne ». Il aboutit à une conclusion identique pour les Myrtacées. De sorte qu'une même plante peut avoir un liber interne d'origine procambiale et d'origine cambiale, par un processus analogue à celui qui dans la zone externe de l'anneau vasculaire, donne bois et liber secondaires, entre bois et liber primaires; intérieurement, seul le liber prendrait naissance.

C'est ici qu'il nous faut remarquer un fait quant à la nature des études poursuivies par les auteurs : Elles ont toutes porté sur la tige et les feuilles. Cependant, Van Tieghem en 1867 avait signalé la présence de cette formation dans les grosses racines des Cucurbitacées, Aroïdées, etc., et en 1881, Gérard (14), dans sa thèse : « Recherches sur le passage de la tige à la racine » étudie des plantules de familles à faisceaux doubles. Les conclusions de ce dernier sont nettes : Il établit une dépendance étroite, absolue, entre liber interne et liber externe. Chez les Cucurbitacées, la portion libérienne extra-fasciculaire s'incline vers le bois et le recouvre latéralement ; elle s'isole ensuite et s'achemine lentement vers la face interne du faisceau. Chez les Solanées, la modalité est différente, mais la relation qui existe entre le liber interne et le liber externe, n'en est pas moins évidente.

De sorte que le caractère bicollatéral que Hérail avait combattu dans la tige en 1885, demeurerait encore établi pour la racine, par le seul mémoire de Gérard.

En 1889, Lamounette (27) reprit la question : « Si les cellules médullaires, dit-il, jouissent dans la tige de la faculté d'évoluer de façon à donner du liber interne, pourquoi cette faculté cesserait-elle brusquement entre la tige et la racine, c'est-à-dire dans une région où la moelle conserve une grande activité, prouvée par l'accroissement rapide du cylindre médullaire ? » Il reprend donc l'étude du passage de la tige à la racine d'un certain nombre de plantules à liber interne, puis considérant comme indiscutables, les résultats d'Hérail, pour la tige, il se contente d'étudier le bourgeon terminal et les feuilles. Il arrive ainsi à donner au liber interne une double origine : Dans la tige et dans l'axe hypocotylé, il est médullaire ; dans les cotylédons et dans les feuilles, il se forme aux dépens des cellules parenchymateuses voisines de l'arc procambial.

J'aurai fréquemment l'occasion de revenir sur ce travail

de Lamounette, et je me borne à signaler pour l'instant, qu'avec Hérail qui a donné une origine médullaire au liber interne de la tige, il donne la même origine au liber interne de la racine.

Van Tieghem (42) en 1891, rappelle dans un article publié dans le *Journal de Botanique*, qu'il existe des formations semblables dans les racines d'un certain nombre de Dicotylédones et de Monocotylédones ; il propose différentes appellations, suivant que ce liber se rencontre dans la moelle (médullaire), dans le péricycle (péricyclique), ou dans le périoderme de la feuille (péridermique). M^{lle} Frémont (18), la même année, étudie les Oenothéracées et conclut que les tubes criblés peuvent se former hors du liber dans trois régions différentes de la racine ; une région primaire : la moelle, une région secondaire : le bois secondaire, et une région mixte : la moelle ultérieure. Tout cela nous laisse entendre que le caractère médullaire du liber interne ne fait plus de doute pour ces auteurs.

Cependant Scott et Brebner (37) toujours dans cette même année 1891, étudient le développement du liber interne dans les racines et parviennent à des résultats tout à fait opposés à ceux d'Hérail et de Lamounette : pour eux, le caractère bicollatéral est certain.

En 1893, Flot (19) revient à la tige ; il décrit et limite une zone périmédullaire dans laquelle se différencie le tissu criblé interne, et quoique ne citant jamais le mot de bicollatéral, il semble l'admettre quand il déclare dans sa conclusion que les premiers vaisseaux ligneux sont toujours séparés de la moelle par une ou deux cellules de l'anneau formatif qui forme la zone périmédullaire.

Enfin en 1900 Baranetzky (1), dans son mémoire sur les faisceaux bicollatéraux, note avec raison que la véritable source de discordance entre les auteurs, est la difficulté qu'il y a de limiter de façon précise l'anneau vasculaire et la moelle. Il combat la théorie de Hanstein (21) sur les « cou-

ches embryonales », dans les points végétatifs des plantes : « Le principe, dit-il, est fictif et doit être abandonné ». Par ailleurs, il prouve, après Hérail, que chez les Cucurbitacées (*Bryonia alba*) le faisceau criblé interne se différencie aux dépens du faisceau desmogène ; il déclare néanmoins que les faisceaux bicollatéraux n'existent pas.

Le mémoire le plus récent, croyons-nous, est celui de Col (11) sur la course des faisceaux. L'auteur met en évidence de fréquents recouvrements du bois par le liber externe, ce qui entraîne la formation du liber interne. Nous aurons l'occasion de revenir sur cette idée.

D'autres mémoires pourraient être cités, mais les uns ou les autres ne nous apprennent guère plus que ce rapide exposé qui nous permet de grouper tous les auteurs qui ont étudié cette question en deux écoles : les uns étant partisans d'une relation étroite du tissu criblé interne avec le faisceau normal, les autres au contraire affirmant son indépendance absolue en raison même de sa formation aux dépens des cellules médullaires. Lignier essaya bien de concilier les deux thèses, mais elles n'en demeurent pas moins irréductiblement opposées. D'autre part, les conclusions plus souples de Weiss tendant à assimiler les faisceaux libériens internes à des traces foliaires, n'ont pas été retenues par les auteurs.

Nous nous efforcerons d'établir dans ce mémoire, un certain nombre de faits qui nous aideront à comprendre et peut-être à éclairer cette question.

PREMIÈRE PARTIE

CHAPITRE PREMIER

TIGES.

Bien que ce travail soit surtout affecté à l'étude du liber interne dans les plantules, il nous a paru utile de reprendre dans une première partie, les résultats obtenus par les auteurs, sur la tige, la feuille, la fleur.

On a vu précédemment que Hérail considère le liber interne de la tige comme provenant du cloisonnement de cellules médullaires, sauf chez les Cucurbitacées où les deux libers et le bois se différencient aux dépens du même méristème; de sorte que pour cette famille et seulement pour elle, on doit admettre le caractère bicollatéral des faisceaux.

Il importe de remarquer que le terme de médullaire impliquant la différenciation du tissu criblé interne aux dépens de cellules qui sont toutes semblables, tant au point de vue anatomique qu'au point de vue histologique, il s'ensuit que l'on peut considérer ce tissu comme ayant des possibilités de différenciation en un point quelconque de la moelle : ainsi les faisceaux normaux en seraient nettement distincts ; il n'en est nullement ainsi, et à part la famille des Mélastomacées où de Cordemoy, dans une étude récente, a signalé la présence de faisceaux libériens dans la moelle, les nombreuses études de tiges qui ont été faites montrent toujours un liber périphérique à ce tissu, si bien que certains auteurs comme

Van Tieghem, ont proposé de l'appeler pour cette raison : liber périmédullaire.

Une méthode intéressante en ce qu'elle permet de suivre les différents stades de la différenciation du liber interne, c'est l'étude du bourgeon terminal. Elle a été faite par Lamounette, qui s'est trouvé d'accord avec Hérail parce qu'il a pu, par un procédé qu'il n'indique pas, préciser les limites du procambium du côté de la moelle. Comme nous l'avons déjà vu, Baranetzky a montré en 1900 combien cette délimitation est difficile, voire impossible ; si l'on se base sur les dimensions des cellules, on constate qu'elles vont en augmentant régulièrement de l'anneau vasculaire vers la moelle et il en est de même des méats intercloisonnaires. Cette séparation des tissus vasculaires et médullaires, pratiquement irréalisable dans les parties jeunes d'une tige, l'est encore davantage dans les parties bien différenciées ; l'aspect d'éléments cellulaires petits, groupés sur une face d'un autre élément notablement plus grand, demeure le seul critérium possible mais non certain ; car, il faut bien le dire, les auteurs qui ont étudié cette zone de cellules à dimensions intermédiaires entre celles de l'anneau vasculaire et celles de la moelle ne sont nullement d'accord : les uns rattachant cette région dite périmédullaire à la moelle elle-même, d'autres au contraire, comme Flot (19), la considérant comme la partie la plus interne de l'anneau vasculaire. Et cette dernière opinion est extrêmement intéressante car elle permet de répondre d'un seul coup à toutes les objections faites à la théorie bicollatérale.

De toute façon, ce n'est pas en essayant de limiter de façon précise le tissu vasculaire du tissu médullaire qui sont deux tissus qui s'interpénètrent très intimement que l'on peut arriver à caractériser la nature du liber interne dans les tiges. Toujours par l'étude des bourgeons terminaux, c'est-à-dire dans ces régions de la tige où la différenciation des tissus n'a pas atteint son maximum, et permet de consta-

ter si ce n'est une certaine indépendance, du moins une localisation des éléments vasculaires différenciés, nous nous efforcerons de mettre en évidence les principaux stades du développement de ce liber dans les traces foliaires ; comment ces deux formations se comportent l'une vis-à-vis de l'autre ; en un mot, si liber interne et premiers éléments différenciés du faisceau, constituent un tout, ou sont indépendants.

1^o *Vinca major* L.

Une coupe faite dans le deuxième entre-nœud à partir du sommet de la tige de *Vinca major*, nous montre des traces foliaires dans deux plans perpendiculaires l'un sur l'autre, la différenciation des tissus étant plus accusée dans l'un que dans l'autre.

La trace la plus jeune est constituée par deux vaisseaux de bois (fig. IV, pl. V) subissant un début de lignification. Ils sont en contact immédiat avec des grandes cellules qui en profondeur, forment des méats avec les éléments plus internes. Latéralement à ce bois en formation, on trouve deux cellules allongées, en voie de division. L'une de ces cellules est immédiatement accolée au vaisseau ; l'autre est en rapport avec les éléments polygonaux du procambium ; plus extérieurement, un certain nombre de cellules ont un cloisonnement tangentiel et représentent l'assise génératrice libéro-ligneuse en formation.

L'autre trace est plus différenciée (fig. 1). Elle présente trois vaisseaux ligneux qui sont entourés de cellules plus ou moins allongées et dont quelques-unes présentent des cloisonnements. Dans la dernière assise de cellules en contact intérieurement avec des éléments plus grands avec méats intercloisonnaires, et séparée du bois par une rangée de cellules de parenchyme, on trouve des cellules qui se divisent pour donner naissance au liber interne. Tel est le

groupe de cellules *a* dont le cloisonnement en profondeur donne du liber (*li*). Ailleurs, il semble provenir du cloisonnement d'éléments qui par leurs formes et l'absence de méats intercloisonnaires se rattachent à tout le parenchyme vasculaire qui environne la trace ligneuse foliaire.

Au-dessus de la trace foliaire, on trouve d'abord des cel-

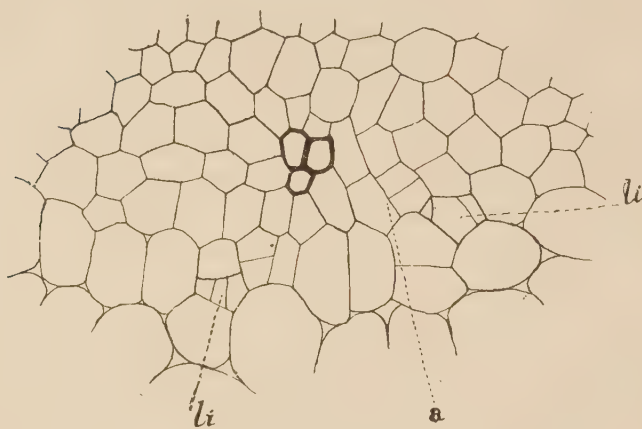


Fig. 1. — *Vinca major*. Trace foliaire montrant : *li*, liber interne différencié ; *a*, cloisonnements préliminaires.

lules de parenchyme, puis des cellules se divisant tangentielle-
ment ; c'est l'assise génératrice secondaire, et enfin
du liber externe bien développé. Cette assise génératrice est
discontinue, si l'on considère l'ensemble de l'anneau vas-
culaire ; elle est nettement distincte seulement dans les deux
traces foliaires les plus différenciées. Dans la zone interfoliaire,
on trouve des cellules comme *a a' a''* (fig. IIb, pl. V), en
relations très étroites avec l'anneau vasculaire, qui sont en
voie de division. Ces cellules sont sans méats du côté du
procambium et peuvent en présenter au contraire du côté

médullaire, comme $a\ a'$, ou ne pas en présenter comme a'' . Elles doivent être considérées comme génératrices de liber interne.

Dans l'autre trace foliaire, de même âge, ce qui nous a paru intéressant, c'est l'existence d'une ou deux assises de cellules qui autour des vaisseaux ligneux présentent une division orientée très obliquement par rapport à l'assise génératrice secondaire dont elle est complètement distincte. Nous pouvons la considérer, comme étant la continuation de l'activité de cellules semblables à celles qui sont accolées au vaisseau de bois, au début même de l'individualisation des traces foliaires. Il s'est formé ainsi (et il continue à se former) du parenchyme aux dépens de ces cellules ; une des cellules les plus périphériques, en contact immédiat avec de grands éléments présentant de larges méats intercloisonnaires, se divise et forme du liber interne.

Examinons maintenant un entre-nœud inférieur. Les traces foliaires présentent une différenciation bien plus accusée. Les cloisonnements sont plus actifs, et le liber interne (fig. IIa, pl. V) se présente sous la forme de plages séparées des vaisseaux ligneux par une seule assise de cellules. D'autres cellules comme i' encore en contact avec le bois sont en voie de division ; et c'est dans les éléments repoussés le plus loin du bois vers la moelle, à la suite de l'activité observée plus haut que se forme le liber interne.

L'assise génératrice libéro-ligneuse toujours plus ou moins nette dans les zones interfoliaires, est nettement distincte dans les traces foliaires où quelques vaisseaux du bois secondaire sont déjà lignifiés. Au point de vue de la différenciation du liber interne, ces régions interfoliaires n'ont pas subi une évolution sensible par rapport au stade précédent. Il y a toujours des cellules comme a, a', a'' , qui se cloisonnent, mais nous ne sommes pas encore en présence de liber interne caractérisé.

Une coupe faite dans l'entre-nœud inférieur est intéressante

en ce que le liber est réparti à la partie interne de tout l'anneau vasculaire au lieu d'être localisé seulement dans les traces foliaires. Celles-ci qui deviennent de plus en plus saillantes à l'intérieur de la moelle, présentent deux plages libériennes dont les rapports avec la moelle et le faisceau sont les suivants : Les deux vaisseaux de bois vv' (Fig. Ia, pl. V) sont entourés par des cellules plus ou moins allongées en contact avec les îlots libériens. Elles sont sans méats et par leurs dimensions, elles se rattachent aux éléments vasculaires les plus externes. Du côté interne, ces cellules présentent des méats intercloisonnaires avec d'autres cellules plus grandes et à contours plus arrondis : et ainsi nous passons insensiblement à la moelle. Le liber est également en contact du côté interne avec une grande cellule analogue.

Certains éléments de ce liber ont une orientation nette montrant qu'ils ont pris naissance à la suite de cloisonnements tangentiels, ayant rejeté les premiers éléments formés du côté de la moelle (*li.*). Mais des cloisonnements en tous sens peuvent également se produire ; et enfin des éléments orientés peuvent avoir leur orientation détruite par des divisions ultérieures, se produisant dans un sens quelconque.

En résumé, le parenchyme qui englobe la quasi-totalité de l'îlot libérien est le même que celui qui englobe la trace foliaire ligneuse. Les auteurs le considéraient jusqu'ici comme un tissu de séparation alors qu'il se comporte comme un tissu de liaison du liber au reste du faisceau ; et comme liber et parenchyme reposent sur des éléments notablement plus grands avec de larges méats intercloisonnaires, nous y trouvons une raison de plus pour séparer cet ensemble du tissu médullaire.

Ce parenchyme est du parenchyme vasculaire, qui, originellement, s'est présenté sous la forme de cellules accolées aux vaisseaux du bois et se sont ensuite divisées. Et c'est dans quelques-uns des éléments résultant de cette divi-

sion que le liber interne des traces foliaires s'est différencié.

Les régions interfoliaires présentent à ce stade une différenciation du liber interne très nette. Nous avons vu précédemment que l'on pouvait assimiler les cellules les plus internes de l'anneau vasculaire qui se divisent à du liber interne en formation. Nous retrouvons maintenant des cellules semblables en voie de division (pl. V, fig. Ib) (*c. g. li.*) Mais nous en trouvons également d'autres plus différenciées et se présentant de telle sorte qu'on ne puisse les considérer que comme résultant du fonctionnement d'une assise génératrice (*a. g. li.*). On ne peut pas les rattacher au tissu secondaire car elles en sont nettement séparées par une assise de cellules polygonales sans méats intercloisonnaires, dont certains éléments sont même en voie de division. Cette assise génératrice résulterait de la division simultanée de quelques cellules comme *a a''* (fig. IIb, pl. V) qui au lieu d'être isolées, seraient en contact les unes avec les autres. Elle ne peut donc être comparée en aucune façon à l'assise génératrice libéro-ligneuse secondaire, beaucoup plus régulière. Mais le processus que nous venons d'observer n'est nullement uniforme ; ailleurs, en effet, nous sommes beaucoup plus indécis et ne pouvons que rattacher le liber interne à la division soit de cellules vasculaires, soit de cellules à caractères apparemment médullaires ; il est absolument impossible de rapporter ces cellules à l'un quelconque des deux tissus. Tout ce que l'on peut dire, c'est qu'en se divisant, elles donnent naissance à une assise de parenchyme qui vient doubler l'assise qui séparait déjà ces cellules des vaisseaux ligneux. Certains des éléments libériens présentent des cloisonnements tangentiels successifs ; mais les cellules ainsi formées sont ensuite l'objet de divisions se produisant en tous sens.

Enfin, au stade le plus différencié, le liber interne de tout l'anneau vasculaire se présente sous la forme de plage

isolées les unes des autres, par des grandes cellules, parfois en contact immédiat avec des vaisseaux ligneux, le plus souvent séparées d'eux par une ou deux assises de cellules du parenchyme vasculaire. Les traces foliaires sont toujours saillantes dans la moelle : le liber interne y est plus serré, plus abondant que dans les régions interfoliaires.

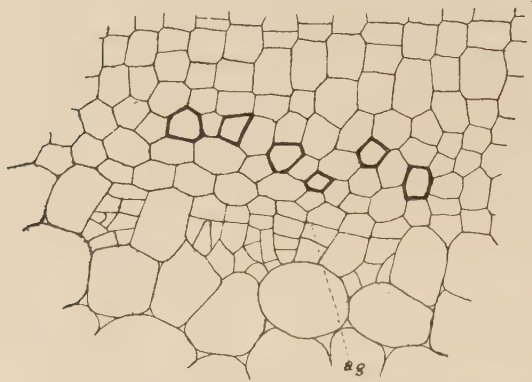


Fig. 2. — *Vinca major*. Aspect d'assise génératrice en dedans de l'anneau vasculaire ; ag, assise génératrice.

En résumé, si le liber interne des traces foliaires doit être rattaché comme origine, au cloisonnement des cellules en contact avec les premiers vaisseaux lignifiés, cloisonnement qui aboutit à la formation d'un parenchyme essentiellement vasculaire, dans lequel se différencient les éléments libériens, nous ne pouvons qu'être indécis quant aux zones interfoliaires. Il y a bien des cellules se divisant à la partie la plus interne de l'anneau vasculaire ; mais le développement ultérieur nous montre une double évolution de ce liber. D'un côté, il apparaît comme résultant du cloisonnement de cellules suivant un processus analogue à celui d'une

cellule génératrice de tissu secondaire comme le bois ; parfois même, il y a un aspect de véritable assise génératrice, mais il résulte de cellules comme *a*, *a'*, *a''* (fig. IIb, pl. V) fig. 2), groupées accidentellement en quelque sorte, car l'orientation du cloisonnement dans le sens tangentiel n'est ni nécessaire, ni indispensable à la formation du liber interne ; d'un autre côté, il apparaît comme une division de cellules qui aboutirait : d'une part à la formation de parenchyme et d'autre part à du liber. Ces cellules ne peuvent être attribuées soit à l'anneau vasculaire, soit à la moelle ; mais par leur évolution ultérieure, elles tendent à se fusionner avec des éléments incontestablement vasculaires, bois secondaire et parenchyme vasculaire, et deviennent dès lors fasciculaires au même titre que le liber interne des traces foliaires.

2° *Solanum nigrum* L.

Le sommet végétatif de la tige de *Solanum nigrum* présente dans une section transversale au niveau d'un nœud, une différenciation des tissus à peine plus accentuée que dans le pétiole voisin. Nous allons étudier tout d'abord la structure vasculaire de la tige. Nous ne trouvons dans l'anneau vasculaire que deux régions opposées, où la différenciation du liber externe s'accompagne d'une différenciation ligneuse : ce sont des traces foliaires, présentant chacune du liber interne (fig. 3, I et II). L'une de ces traces (II), celle qui se trouve du côté opposé au pétiole, a une disposition de ce liber tout à fait caractéristique : il provient incontestablement du cloisonnement d'une cellule en contact immédiat avec les vaisseaux ligneux ; de cette division est résultée une cellule parenchymateuse accolée au bois et des éléments libériens. De part et d'autre de la cellule que nous venons de considérer, nous trouvons deux éléments évoluant dans

le même sens, la différenciation y étant moins accusée. L'ensemble est limité du côté interne par de grandes cellules avec méats intercloisonnaires, et du côté externe par des cellules petites, polyédriques, sans méats représentant du tissu vasculaire à l'état procambial et englobant le faisceau que nous venons d'étudier.

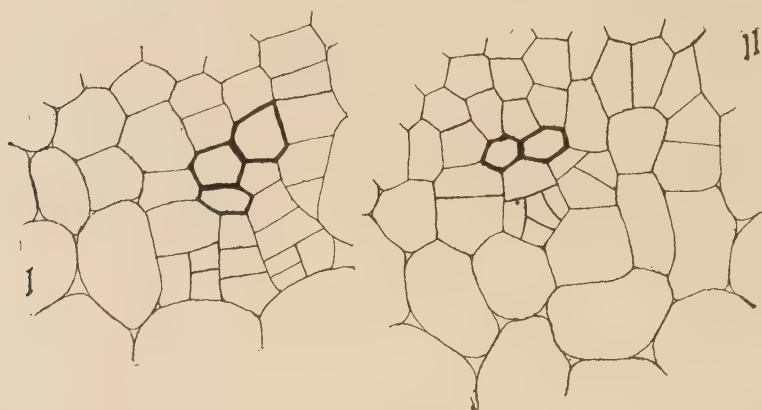


Fig. 3. — *Solanum nigrum*. I et II. Traces foliaires avec différenciations très caractéristiques du liber interne se produisant dans les deux cas, dans des éléments accolés au bois, et avec formation d'un nombre variable de cellules intermédiaires.

L'autre trace foliaire est plus différenciée ; de même qu'au stade précédent, l'assise de cellules séparant le liber interne du bois se rattache originellement à la cellule même aux dépens de laquelle se forme ce liber. La figure 3, I, montre que ces cellules ont été l'objet de cloisonnements tangentiels répétés, les plus éloignées du bois se comportent comme génératrices du liber proprement dit ; les plus rapprochées ou même celles en contact avec le bois restent à l'état parenchymateux.

La zone interfoliaire présente un anneau vasculaire à

l'état procambial où seul le liber externe est bien différencié. Les autres cellules sont toutes franchement polygonales. On y distingue cependant l'amorce d'une assise génératrice libéro-ligneuse. Intérieurement, on passe insensiblement à des éléments de plus en plus grands avec des méats de plus en plus élargis constituant la moelle. Nombre de ces cellules

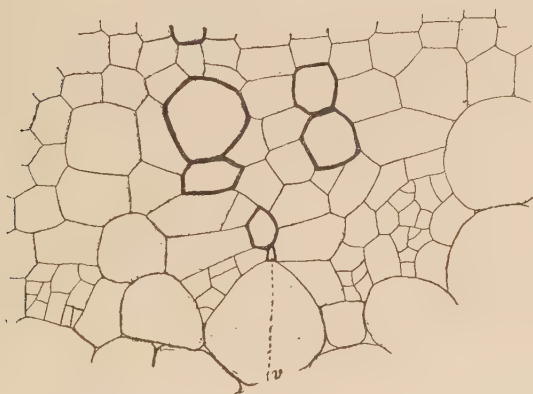


Fig. 4. — *Solanum nigrum*. Trace foliaire plus âgée avec liber interne.
v premiers vaisseaux différenciés.

sont en voie de division, mais nous ne pouvons les considérer comme génératrices du liber interne ; car, certaines d'entre-elles sont isolées dans un ensemble incontestablement médullaire. Ces divisions s'expliquent, croyons-nous, par l'état jeune des tissus que nous envisageons ; beaucoup des cellules ainsi formées ne subissent pas d'évolution autre que celle de la cellule mère ; et pour les autres, il est possible que les plus proches de l'anneau vasculaire, — certaines sont même en contact avec le début de l'assise génératrice secondaire, — donnent plus tard du liber interne, mais rien ne nous permet de le certifier d'une manière absolue.

Dans un entre-nœud plus âgé, les traces foliaires sont plus

nombreuses et plus différenciées. Cependant les premiers vaisseaux de bois apparus sont en voie de disparition (fig. 4, v.) ; de part et d'autre de ces vaisseaux, on trouve des cellules allongées qui se cloisonnent ; dans l'une d'elles, le liber interne est bien différencié ; puis, séparée des vaisseaux ligneux par une ou deux assises de parenchyme, on trouve une plage libérienne en contact immédiat avec de grands éléments ; les plus petites cellules en contact ne forment pas de méats, les plus grandes en forment au contraire ; elles peuvent être assimilées à du parenchyme libérien. La figure 4 montre que ce ne sont pas seulement les cellules destinées à former du liber qui se cloisonnent ; d'autres plus externes, et situées entre deux vaisseaux de bois, se divisent également. Il convient de considérer ces cellules comme devant donner par leurs cloisonnements, le parenchyme qui plus tard séparera l'anneau vasculaire des îlots de liber interne, lorsque les traces foliaires ligneuses d'origine primaire auront disparu.

Entre les traces foliaires (fig. 5), nous trouvons le plus souvent une assise génératrice libéro-ligneuse bien distincte ; mais la même coupe montre une zone interfoliaire constituée par des petites cellules, régulièrement polygonales, avec ici et là, pénétrant dans sa masse, des cellules plus grandes à contours plus ou moins arrondis, et il n'y a aucun indice d'assise génératrice. On trouve, bien plus, à l'intérieur du liber interne ; il provient indubitablement du cloisonnement d'un élément à dimensions beaucoup plus grandes que ceux où se forme le liber externe. Nous avons déjà dit combien il est difficile de séparer ces deux tissus ; aussi, devons-nous nous borner à étudier les rapports morphologiques que la zone de cellules contenant le liber présente avec le faisceau et avec la moelle. Ce sont des cellules qui ont encore une forme polygonale ; les contours, quoique plus ou moins arrondis, ne forment pas de méats intercellulaires. Elles sont plus grandes que les cellules du tissu procambial, mais elles sont plus petites que les cellules médullaires. Nous sommes

donc toujours en présence de cette zone de tissu intermédiaire entre la moelle et les faisceaux ; cette zone dans *Solanum nigrum* paraît être plus importante que dans l'exemple précédent et cela explique la position si éloignée du liber par rapport à l'anneau procambial. Ce n'est donc pas l'étude du liber au début de sa différenciation qui peut nous inté-

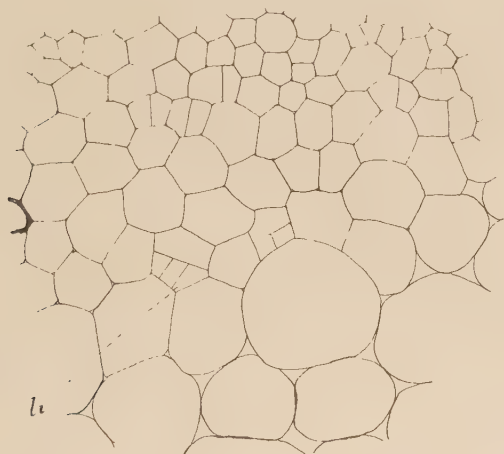


Fig. 5. — *Solanum nigrum*. Zone interfoliaire : li, liber interne

resser, c'est ce qu'il devient par la suite. S'il est réellement pérимédullaire il n'aura aucune relation avec le faisceau ; si par contre il est fasciculaire, il se liera intimement avec l'anneau vasculaire comme dans *Vinca major* par exemple.

Il nous faut donc étudier une tige où la différenciation des tissus est plus accusée ; mais auparavant, nous pouvons conclure immédiatement quant à la nature du liber interne des traces foliaires en déclarant que son caractère fasciculaire ne fait aucun doute. D'abord différencié au contact même des vaisseaux ligneux, il s'en sépare ensuite, en formant d'abord une assise de cellules parenchymateuses à sa

limite avec le bois ; puis, la trace ligneuse s'enfonce de plus en plus vers l'intérieur du cylindre central, disparaît, tandis que des cellules du parenchyme sus-jacent se divisent et séparent le liber de l'anneau vasculaire.

Dans une tige plus âgée, l'anneau vasculaire présente une assise génératrice libéro-ligneuse continue ; mais certaines zones seulement présentent un faisceau ligneux secondaire bien différencié ; l'anneau vasculaire y est très épais, tandis qu'il est plus étroit dans les régions intermédiaires où la moelle forme par conséquent des plages de grandes cellules séparant les parties les plus internes des faisceaux ; d'une façon générale, le liber interne tend à prédominer sur le liber externe. Dans les parties épaisses de l'anneau vasculaire, le liber interne, très abondant, garde avec le faisceau les relations que nous avons déjà observées précédemment. Il fait partie d'un ensemble de petites cellules à membranes assez épaisses qui ne sont rien de moins parfois que des éléments du tissu secondaire, bien caractérisés par leur alignement dans le sens radial. Les traces des vaisseaux primaires sont encore visibles, mais seulement sous la forme de lacunes intercellulaires. Enfin, là où le bois n'est pas encore bien différencié, on trouve entre le cambium et le liber interne, d'abord une assise de grandes cellules allongées comme des cellules du cambium, et enfin des cellules plus ou moins arrondies avec des méats, et c'est dans ces dernières que l'on trouve le liber interne. En résumé, il y a à ce niveau individualisation de l'assise génératrice dans tout l'anneau vasculaire ; activité plus grande de cette assise dans certaines zones où alors le liber interne est fasciculaire ; tandis que dans les régions de moindre activité, le liber interne a plutôt le caractère pérимédullaire.

A un niveau inférieur, des relations avec l'anneau vasculaire s'effectuent par des vaisseaux du bois secondaire qui apparaissent très près du liber interne ; mais cela n'a rien d'absolu, et si l'on considère la zone des cellules où l'on trouve

ce liber, son caractère pérимédullaire ne fait aucun doute.

Deux sortes de considérations nous permettront de fixer autrement la nature de ce liber. D'abord, c'est sa position : il est toujours très rapproché des grandes plages ligneuses qui pénètrent profondément dans la moelle, plages qui se trouvent dans 2 plans perpendiculaires l'un sur l'autre et que nous considérons dès lors comme des traces foliaires ; d'autre part, lorsque nous arrivons près de la racine, ces îlots libériens disparaissent ; le liber interne est à ce moment étroitement localisé dans ces mêmes traces foliaires.

De ces dernières observations nous pourrions conclure que le liber interne des zones interfoliaires, se rattache à celui de la zone foliaire ; il s'en est séparé et finit en aveugle peu avant l'insertion de la tige avec la racine. Dans l'intervalle, des relations d'ordre secondaire ont pu s'effectuer avec l'anneau vasculaire : nous revenons ainsi aux conclusions que nous avons déjà faites sur le liber interne des traces foliaires elles-mêmes.

Avec des résultats si contradictoires nous sommes bien obligé d'admettre, qu'originellement le liber interne est fasciculaire ; mais dès que la plante a atteint un certain développement, il se différencie dans les régions situées entre les traces foliaires, du liber interne qu'on peut rattacher à ces traces, sans que l'on puisse donner une certitude quelconque à ce sujet.

3° *Fuchsia coccinea*.

Une coupe faite dans le sommet végétatif de *Fuchsia coccinea*, au niveau du premier nœud, montre entre les deux renflements pétiolaires, une tige où l'anneau vasculaire est encore à l'état procambial. Seules, quelques cellules à reflets nacrés et fixant plus fortement l'hématoxyline représentent

des tubes criblés externes. Par contre, les pétioles ont tous les éléments du faisceau différenciés avec du tissu secondaire en formation ; on y trouve aussi du liber interne qui est au début de son développement et est bien moins abondant que le liber externe. Ses rapports avec le faisceau et le parenchyme sus-jacent, sont très intéressants en ce qu'ils nous permettent de constater une fois de plus ce que nous avons déjà vu chez *Solanum nigrum* et *Vinca major*.

Entre les vaisseaux ligneux, et pénétrant dans le faisceau, on trouve des petits éléments polygonaux sans méats intercloisonnaires ; et aussi, des cellules allongées, en contact extérieurement avec les cellules les plus internes du tissu secondaire, et intérieurement avec de grandes cellules avec méats de plus en plus grands au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la zone foliaire ; ces éléments allongés sont en voie de division (fig. 6) ; l'un d'entre eux a été l'objet d'une division transversale, puis d'une division longitudinale dans l'une des cellules formées. L'autre élément s'est d'abord cloisonné transversalement comme le précédent ; dans la plus petite cellule formée, des cloisonnements ultérieurs donnent du liber interne. Dans la plus grande, une nouvelle division transversale a amené la formation de deux cellules de parenchyme. Il importe de remarquer immédiatement que cette grande cellule aux dépens de laquelle se sont formés les éléments que nous venons d'étudier, est en contact à la fois avec du bois primaire et avec du tissu secondaire qui n'a pas encore subi de lignification, et enfin une cellule plus petite, en contact avec deux vaisseaux primaires, présente également une division transversale. L'ensemble a l'aspect d'assise génératrice que nous avons déjà remarqué dans *Vinca major* pour la zone interfoliaire. Mais en fait ce ne sont que des cellules génératrices.

Une coupe faite à un niveau inférieur montre un anneau vasculaire avec des vaisseaux ligneux bien différenciés en deux points différents. La tige légèrement déprimée

d'un côté, indique le départ qui s'est déjà effectué plus bas, de la 4^e feuille et de son bourgeon axillaire. De l'autre côté de la tige par contre, le pétiole et le bourgeon axillaire ne sont individualisés qu'au point de vue anatomique.

Dans l'une des traces foliaires, le liber interne n'est représenté que par un seul élément qui s'est différencié dans une

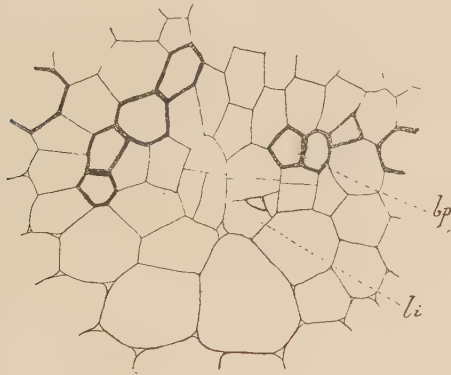


Fig. 6. — *Fuchsia coccinea*. Partie supérieure du faisceau d'un jeune pétiole, avec liber interne bien différencié ou peu différencié : bp, bois primaire ; li, liber interne.

grande cellule, en contact d'une part avec le tissu secondaire et un vaisseau de bois, et d'autre part avec une cellule qui ne diffère des autres cellules du parenchyme que par ses dimensions plus grandes et par les méats intercloisonnaires qu'elle forme avec les cellules plus internes. Quant à l'élément dans lequel s'est formé le liber interne, il est hexagonal et semble n'appartenir qu'au tissu secondaire lui-même (fig. 7, I).

L'autre trace foliaire est dépourvue de liber interne. Les vaisseaux de bois sont en contact intérieurement avec des cellules polygonales, dont l'ensemble s'insinue parfois entre

les vaisseaux, ce qui prouve une certaine relation entre les deux tissus.

Les régions interfoliaires de l'anneau vasculaire présentent encore peu de liber interne ; l'assise génératrice libéro-ligneuse n'est pas individualisée et seul le liber externe est différencié. Ça n'est que près des faisceaux doubles que

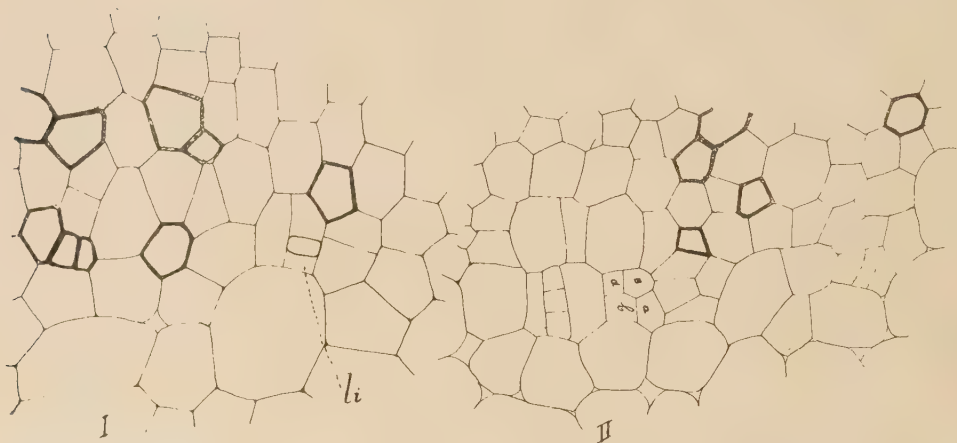


Fig. 7. — *Fuchsia coccinea*, I, Trace foliaire avec différenciation du liber interne, li. II, partie interne de faisceau dans bourgeon axillaire avec grand développement de tissu entre liber interne et bois.

l'on trouve du liber interne différencié dans des éléments semblables à ceux de la zone vasculaire.

Dans le bourgeon axillaire, les tissus sont déjà bien différenciés ; les faisceaux sont représentés par deux traces foliaires situées dans un même plan et présentant du liber interne ; il est séparé du bois au moins par deux cellules et contrairement à ce que nous avons constaté jusqu'ici, il se forme tantôt aux dépens de grands éléments à contours arrondis et avec méats, tantôt suivant un processus analogue à ceux que nous avons déjà indiqués : il ne se présente

alors que comme la partie la plus interne de l'anneau vasculaire (fig. 7, II). L'une des traces (celle qui est figurée) présente une disposition particulière qu'il convient de signaler; à partir du vaisseau de bois le plus interne, il y a un amas de petites cellules hexagonales orientées de telle sorte qu'elles semblent avoir pris naissance aux dépens d'une assise génératrice perpendiculaire à l'assise formant le cambium; ce sont des petits éléments séparant la grande cellule où s'est différencié le liber interne du bois. Ceci nous entraîne à admettre que le liber interne se trouve d'autant plus éloigné du bois qu'un tissu intercalaire se développe entre eux; nous retrouvons ainsi chez *Fuchsia*, ce que nous avons déjà vu chez *Solanum nigrum* et *Vinca major*: la position du liber interne est fonction du développement toujours possible d'un tel tissu (fig. 7, II, *a b c d*).

A un stade ultérieur, nous sommes en présence de quatre traces foliaires, bien différenciées, tandis que les régions intermédiaires présentent un tissu secondaire bien caractérisé, bien que n'ayant subi encore aucune lignification; dans les traces foliaires, le liber interne s'est intimement lié au cambium et ne semble plus être qu'une dépendance de ce dernier; nous retrouvons en effet à ce niveau, un aspect de cellules semblable à ce que nous avons vu au début de la différenciation du tissu conducteur de cette plante; dans les zones interfoliaires, le liber interne se forme suivant un processus assez analogue à ce que nous avons constaté précédemment pour le bourgeon axillaire. La figure 8 montre du liber interne séparé par une assise de cellules des vaisseaux ligneux, et différencié dans des éléments dont les uns comme *l* s'apparentent par leurs dimensions aux cellules du cambium, et les autres comme *l'* proviennent du cloisonnement d'une grande cellule avec méats du côté interne; ce cloisonnement a donné naissance aux quatre éléments *a*, *b*, *c*, *d*, et le liber commence à se différencier dans ce dernier.

En somme, si originellement nous avons vu du liber in-

terne se différenciant aux dépens d'un parenchyme incontestablement vasculaire, il semble qu'en évoluant, ce liber se comporte de manière différente, soit qu'il maintienne sa liaison avec le faisceau, soit au contraire qu'il s'en sépare. Mais nous n'avons encore étudié jusqu'ici que des tissus jeunes ; et de même que pour *Solanum nigrum*, l'étude d'une

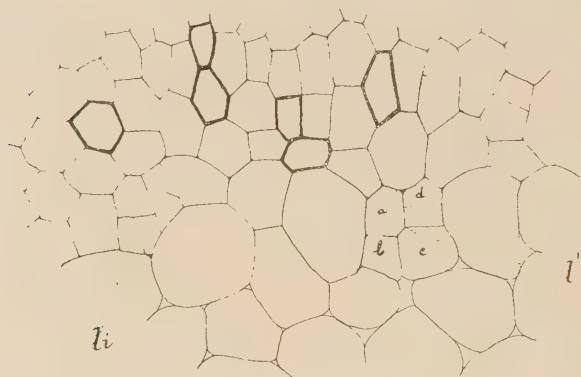


Fig. 8. — *Fuchsia coccinea*. Partie interne de l'anneau vasculaire dans une zone interfoliaire.

tige adulte de *Fuchsia* nous montrera ce qu'il advient de ce dernier caractère.

Une telle tige présente un cylindre central pourvu d'un anneau vasculaire très épais ; nous devons tout d'abord faire remarquer une certaine similitude d'aspect entre les deux libers. Le liber externe est en plages isolées les unes des autres par des grandes cellules qui se trouvent dans le prolongement d'un des rayons du tissu secondaire ; avec une disposition moins régulière, le liber interne est également sous forme d'îlots séparés par de grands éléments qui ne sont rien de moins que le rayon secondaire prolongé, ou au contraire par des grandes cellules en rapport avec la moelle,

et enfin ces deux groupes d'éléments sont assez souvent associés.

A la limite de la moelle et du bois secondaire, existe toute une zone de tissu parenchymateux avec des cellules petites et à contours plus ou moins polygonaux, tantôt orientées comme si elles résultaient du fonctionnement d'une assise génératrice, tantôt au contraire, se présentant comme si elles résultaient du cloisonnement sur place d'une seule cellule. Noyés dans ce parenchyme, se trouvent :

- 1° Des traces de bois primaire en voie de régression ;
- 2° Les grandes cellules dont il a été question plus haut ;
- 3° Le reste du tissu est du liber interne accompagné de parenchyme libérien. Fait très important : bien que nous soyons ici en présence d'une tige adulte, on trouve souvent du liber différencié dans une cellule accolée à la trace de bois primaire (fig. 9 *b* et *li*) et séparée du bois secondaire par une ou deux assises de cellules de parenchyme dont on ne peut dès lors contester la nature vasculaire, d'autant plus que certains des éléments de ce tissu intercalaire ne sont autre chose que les éléments les plus internes de rayons secondaires. Quand le vaisseau de bois *b* disparaîtra, il est clair que le liber apparaîtra très éloigné de l'anneau ligneux, mais ceci ne doit nullement nous le faire considérer comme médullaire d'après ce que nous venons de voir.

Ailleurs, le liber s'est différencié dans les cellules les plus internes d'un ensemble qui résulte de l'activité d'un certain nombre d'éléments ; le cloisonnement s'oriente en assise génératrice qui fonctionne de dehors en dedans, mais c'est le seul rapprochement que l'on puisse faire avec l'assise libéro-ligneuse ; nous avons observé les mêmes faits pour *Vinca* et *Solanum nigrum*. De toute façon il y a ou cellule génératrice ou fausse assise génératrice ; cette dernière est discontinue, et son fonctionnement est irrégulier. Les premières cellules formées ne tardent pas en effet à se diviser en tous sens ; ainsi se forment : liber interne et parenchyme intercalaire,

qui constitue dès lors un tissu de liaison, car leur origine est commune.

4° *Convolvulus arvensis* L.

La différenciation du tissu secondaire est très rapide chez cette plante ; alors que la tige n'a encore que 1 mill. de dia-

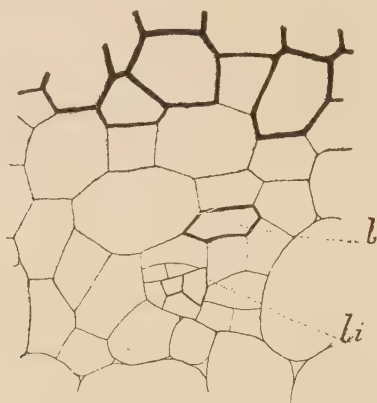


Fig. 9. — *Fuchsia coccinea*. Liber interne demeurant en contact avec du bois primaire dans une tige adulte : b, bois primaire ; li, liber interne.

mètre, l'assise génératrice libéro-ligneuse est bien individualisée et a déjà fonctionné. Le liber externe forme un anneau sous-péricyclique assez régulier ; mais le bois n'est encore représenté que par des vaisseaux du procambium au nombre de un ou de deux se trouvant dans les plans foliaires. Nous distinguons ici quatre traces foliaires perpendiculaires l'une sur l'autre, deux à deux. Les trachées primitives peuvent être séparées des grandes cellules médullaires par une ou deux assises de petites cellules, la première surtout étant formée d'éléments polygonaux absolument semblables à

ceux de l'anneau vasculaire dans sa région la plus centrale ou la plus externe ; la deuxième assise est formée d'éléments plus allongés dans le sens radial, dont certains se cloisonnent transversalement, et ils sont mêlés à des cellules semblables à celles de la première assise (fig. 10, II).

Une autre trace, par contre, à son vaisseau séparé des grandes cellules de la moelle par des éléments de dimensions intermédiaires entre celles de l'anneau vasculaire et de la

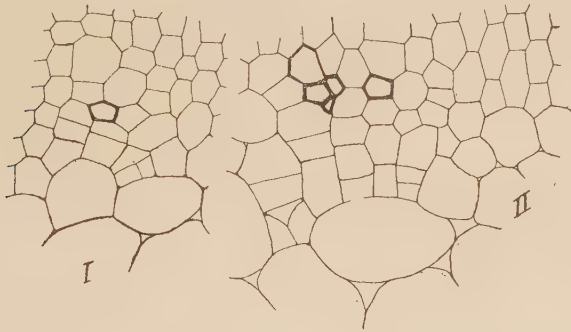


Fig. 10. — *Convolvulus arvensis* I et II. Traces foliaires montrant l'activité des cellules en dedans du bois avec différenciation du liber interne.

moelle (fig. 10, I) ; ces cellules sont légèrement allongées radialement et ont aussi un cloisonnement transversal nettement distinct de celui qui au-dessus forme le tissu secondaire. Une de ces cellules sépare de la trace ligneuse, un élément libérien interne déjà différencié. Dans les autres parties de l'anneau vasculaire nous trouvons : liber externe, tissu secondaire et intérieurement, ce dernier est en contact avec des éléments polygonaux sans méats intercellulaires et de dimensions variables.

D'une manière générale, l'anneau vasculaire présente l'aspect suivant :

1° Extérieurement, une zone de petites cellules plus ou

moins allongées radialement et fixant très bien l'hématoxyline : liber externe et parenchyme vasculaire en font partie.

2° Une zone centrale fixant moins l'hématoxyline, avec des éléments plus élargis, qui gardent leur allongement dans le sens radial : c'est le tissu secondaire en formation.

3° Une zone interne reproduisant par endroits l'aspect des cellules de la zone externe bien qu'ayant une moindre régularité dans la disposition des éléments. Cette zone fixe également très bien l'hématoxyline et c'est là que se rencontrent les traces ligneuses primaires, et les premières différenciations du liber interne.

Une coupe faite plus bas dans la tige à un niveau d'insertion de pétiole montre au point de vue du liber interne une différenciation peu différente de celle qu'on a constatée précédemment. Dans certaines traces, les vaisseaux de bois sont plus nombreux et le tissu intercalé entre le liber interne et ces vaisseaux est très actif. Le cloisonnement des éléments qui le compose simule celui du cambium, mais en est toutefois distinct ; néanmoins, je ne vais pas jusqu'à considérer comme impossible la présence dans ce tissu intercalaire d'éléments les plus internes du tissu secondaire.

La trace foliaire correspondant à l'insertion du pétiole est aussi très intéressante ; on y trouve des vaisseaux de bois dont plusieurs issus du procambium sont en voie de disparition ; ils laissent place à des cellules qui sont toutes en voie de division. On peut donc déclarer, qu'accolés à la trace ligneuse, se trouvent un certain nombre d'éléments qui se comportent comme un véritable cambium ; de là, on passe brusquement à des grandes cellules dont certaines sont très actives. Ultérieurement, il se formera du liber aux dépens de ces éléments.

A un niveau inférieur, les traces ligneuses sont plus nombreuses. Nous en distinguons cinq. La trace qui présente le plus grand nombre de vaisseaux de bois, et qui correspond à l'insertion du pétiole précédemment étudié, montre tou-

jours la même activité des éléments du tissu interne ; et c'est ici que nous constatons la présence de cellules libériennes bien différenciées, en contact intérieurement avec des grandes cellules avec lesquelles elles ne forment pas de méats.

Dans une trace plus jeune représentée par un seul vaisseau de bois primaire en voie de disparition, les cellules qui se trouvent de part et d'autre sont orientées comme pour former une assise génératrice ; une cellule en contact avec le bois est également en voie de division ; enfin, plus à l'intérieur, le liber est bien différencié. L'ensemble se présente comme résultant d'un cloisonnement partant de la trace ligneuse vers la moelle. Certaines des rangées de cellules ainsi formées se confondent avec celles du tissu secondaire, mais les autres en demeurent parfaitement distinctes. Les trois dernières traces foliaires que l'on observe à ce niveau, présentent dans l'ensemble les mêmes caractéristiques.

Il y a une chose plus importante à observer ; le tissu secondaire est bien développé, mais aucune lignification ne s'est encore produite. Latéralement à une trace ligneuse qui est noyée dans le cambium on trouve en dedans de l'anneau vasculaire des cellules qui sont orientées comme si elles appartenaient au tissu secondaire, ou plus exactement à la partie génératrice de ce tissu. Une de ces cellules est en effet cloisonnée transversalement et en contact avec des éléments tantôt plus grands, tantôt de mêmes dimensions que ceux de l'anneau vasculaire, et qui disposés sur une même ligne transversale sont également tous cloisonnés dans le même sens que la première cellule accolée au vaisseau de bois ; l'ensemble rappelle une assise génératrice, fait que nous avons déjà mis en évidence pour les plantes précédemment étudiées. Ces cellules qui se divisent font partie de la troisième zone que nous avons distinguée plus haut et d'autre part elles semblent n'être autre chose que les éléments les plus internes du tissu secondaire lui-même : je considère le fait

comme certain au moins pour certaines cellules. Il y a déjà du liber, et si l'on juge aux dimensions des éléments dans lesquels il s'est différencié, ce liber interne est d'origine procambiale. Les cellules qui vont résulter de l'activité des éléments que nous avons considérés, vont former d'autre liber (et celui-là sera secondaire ou d'origine cambiale), et un tissu parenchymateux qui isolera le liber ainsi constitué de l'anneau ligneux secondaire : c'est ce que nous verrons par la suite.

Dans une autre région interfoliaire, nous retrouvons de tels cloisonnements, mais ils n'ont affecté que deux cellules isolées l'une de l'autre ; elles sont ici nettement distinctes de l'anneau vasculaire, mais n'en diffèrent pas beaucoup quant à leurs dimensions. Il est, je pense, curieux de constater que ces cellules génératrices de liber ne forment pas de méats avec les grandes cellules avec lesquelles elles sont en contact intérieurement, alors que d'autres qui se trouvent sur la même rangée transversale et qui gardent le caractère parenchymateux en présentent.

Des coupes faites à des niveaux inférieurs montrent seulement l'accentuation rapide de la différenciation du liber interne qui forme maintenant de véritables plages pénétrant profondément dans la moëlle. Certaines cellules entre le bois et le liber présentent une cloison transversale, et si ces cellules sont groupées, nous retrouvons alors l'aspect d'assise génératrice que nous avons vu plus haut. Les régions interfolaires n'offrent plus de particularités bien importantes ; elles sont d'ailleurs très réduites, car il n'y a plus à proprement parler à ce niveau de faisceaux de bois ; la lignification s'est déjà produite sur une grande partie de l'anneau vasculaire, et les traces ligneuses foliaires s'effacent quelque peu ; c'est à ce niveau surtout que nous avons constaté l'évolution libérienne de la cellule du tissu secondaire la plus interne. Mais le plus souvent le liber est séparé du bois par des éléments qui se comportent comme un véritable

cambium dont l'activité aboutit à la formation d'un tissu qui est soit du parenchyme, soit du liber. L'assise génératrice que nous avons observée au-dessus n'a pas d'autre évolution.

Et maintenant que nous savons comment se différencie le liber interne de *Convolvulus arvensis*, il nous est plus facile d'interpréter la disposition de ce liber dans une tige adulte. Dans une telle tige, l'anneau vasculaire se compose de :

- 1° Liber externe ;
- 2° Anneau ligneux secondaire ;
- 3° Parenchyme au nombre de une, deux ou même trois

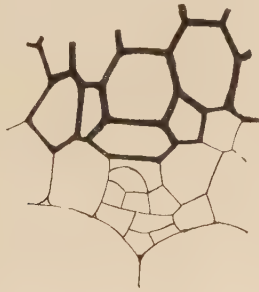


Fig.11. — *Convolvulus arvensis*. Liber interne dans cellule la plus interne de cambium.

assises séparant le tissu secondaire du liber interne. Le plus souvent, surtout lorsque l'on observe une plage importante de liber, on trouve dans cette 3^e partie une assise génératrice bien distincte au-dessus des éléments libériens. La persistance de cette assise nous oblige à lui accorder un rôle prépondérant dans la formation du liber et du tissu qui s'intercale entre cette formation et le bois ; son origine, nous l'avons vu, est essentiellement vasculaire, de sorte qu'il convient de ne pas considérer le tissu auquel il donne naissance comme un tissu de séparation. Nous résumerons toute notre pensée, en déclarant qu'après qu'il s'est formé quelques éléments libériens internes aux dépens du procambium, certaines des premières cellules résultant de l'activité de l'assise généra-

trice libéro-ligneuse se comportent vis-à-vis d'eux absolument comme pour le liber externe : elles forment du parenchyme vasculaire et du liber secondaire ; cependant cette activité est très irrégulière et c'est pourquoi le liber interne diffère le plus souvent du liber externe, dans le détail de sa configuration anatomique.

Mais il y a mieux : nous trouvons encore dans cette tige adulte du liber différencié dans une cellule même du tissu secondaire, en contact direct avec un vaisseau de bois (fig. 11); enfin, nous savons que le liber interne peut se former aux dépens de cellules isolées en dedans de l'anneau ligneux : c'est ainsi que se forment les plus petits massifs libériens que nous observons et nous avons vu précédemment qu'originellement, ces cellules ne différaient guère de celles de la zone vasculaire.

Là se bornent nos observations sur les tiges. Le nombre restreint de plantes étudiées nous oblige à être quelque peu circonspect dans nos conclusions : aussi allons-nous nous contenter d'énumérer les plus générales.

I. — Le liber interne se différencie le plus souvent aux dépens de cellules en contact avec les vaisseaux procambiaux, dans des éléments procambiaux : elles apparaissent ainsi toujours en dedans des premières traces ligneuses foliaires ; ses rapports avec le tissu secondaire sont tout à fait différents.

II. — Entre les traces, la différenciation est plus tardive. Les premiers éléments formés, le sont toujours aux dépens de l'anneau procambial dans la partie que le développement du tissu secondaire a refoulé intérieurement. Il se peut que des cellules du cambium participent à sa formation.

III. — La *position*, que nous qualifions de médullaire du liber interne est due :

a) Au développement plus ou moins grand d'un tissu intercalaire ;

b) Au tissu secondaire lui-même qui se développe plus ou moins extérieurement aux trachées primitives. Lorsque ces trachées disparaissent, le liber *acquiert* ainsi apparemment le caractère médullaire ; mais originellement il en est nettement séparé.

L'étude des pétioles de quelques plantes à laquelle nous allons nous livrer, va nous fixer nettement sur ce dernier point.

CHAPITRE II

LES FEUILLES. — LES FLEURS.

Les feuilles ont été également étudiées par Lamounette. Il est inutile d'analyser ici cette partie de son mémoire ; disons seulement que pour cet auteur, le liber « supérieur se montre au point de vue de son origine nettement indépendant. Il se constitue toujours par des cloisonnements répétés de cellules parenchymateuses voisines de l'arc procambial, tout entier utilisé pour la formation du bois et du liber inférieur ».

Mais ce qu'il importe de connaître, ce sont les idées directrices qui ont présidé à ses recherches. Le concept du phytoton énoncé par Gaudichaud en 1841 n'avait guère enthousiasmé les auteurs. C'est M. P.-A. Dangeard qui le premier reprit cette idée en 1889 dans un mémoire paru dans le *Botaniste* et intitulé « Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine ». Il résumait de la façon suivante les observations qu'il avait faites sur la structure primaire de la tige : « Il est commode d'envisager la tige primaire comme le résultat d'une union intime des pétioles ; la naissance d'une nouvelle feuille entraîne dans l'arc de la tige qui lui est inférieur, l'apparition de nouveau conjonctif et de nouveaux faisceaux libéro-ligneux ». Ce sont les traces foliaires dont il a été question jusqu'ici. Bonnier en 1900, puis Potonié, et d'autres auteurs conclurent dans le même sens. Un curieux mémoire de Chauveaud paru en 1921 a donné un nouveau concept, celui de la Phyllorhize. Attaquée avec vigueur par certains, et défendue avec non moins de vigueur par

son auteur, cette idée qui se base surtout sur l'ontogénie ne semble être après tout qu'une variation apportée à l'idée du phyton. Nous nous en tiendrons donc à cette dernière.

En même temps que Bonnier, Flot précisait les rapports anatomiques qu'il y avait entre la tige et la feuille, en montrant par des coupes longitudinales faites dans *Cornus sanguinea* que l'épiderme, l'écorce et le méristème vasculaire se continuent dans le mamelon foliaire, tandis qu'en dedans du procambium foliaire, on trouve un parenchyme en relations directes avec celui qui dans la tige provient des initiales médullaires. D'après les dessins qu'il donne, cette relation avec la moelle disparaît au moment où s'organise le bourgeon axillaire ; mais toujours, il y a continuité de la zone vasculaire.

Si j'ai insisté sur ces résultats aujourd'hui absolument classiques, c'est qu'ils ne sont pas admis un seul instant par Lamounette, qui considère la lame foliaire comme possédant un procambium local, issu d'un cloisonnement très actif de quelques cellules d'un parenchyme formé aux dépens du parenchyme cortical. Il est donc permis de contester d'avance les résultats de Lamounette : il s'est d'ailleurs contenté d'étudier le moment d'apparition du liber interne et de montrer que ce liber est toujours séparé des vaisseaux ligneux par des cellules de conjonctif. Il signale même une plante *Daphnolagenaria* qui serait pourvue de liber interne dans la tige et qui n'en aurait pas dans les feuilles. Cet exemple, le seul, illustre évidemment la théorie qui donne le caractère médullaire au liber interne ; mais de trop nombreux faits illustrent également la thèse contraire pour que cette dernière ne soit préférée à l'autre.

Nos observations ont surtout porté sur *Fuchsia coccinea* dont nous avons déjà étudié la tige. Cette feuille présente du liber interne dans sa nervure médiane sur la plus grande partie de son parcours. Etudions d'abord un échantillon adulte. Le faisceau pétioleaire présente deux plages de liber

interne, de part et d'autre de son plan médian qui en est dépourvu ; le liber est séparé des premiers vaisseaux du bois secondaire, de façon différente suivant la région du faisceau que l'on considère : en partant de la région axiale vers l'extérieur le nombre des cellules de parenchyme séparant les deux tissus diminue progressivement. La figure que nous reproduisons ici (fig. 12) ne représente que la partie

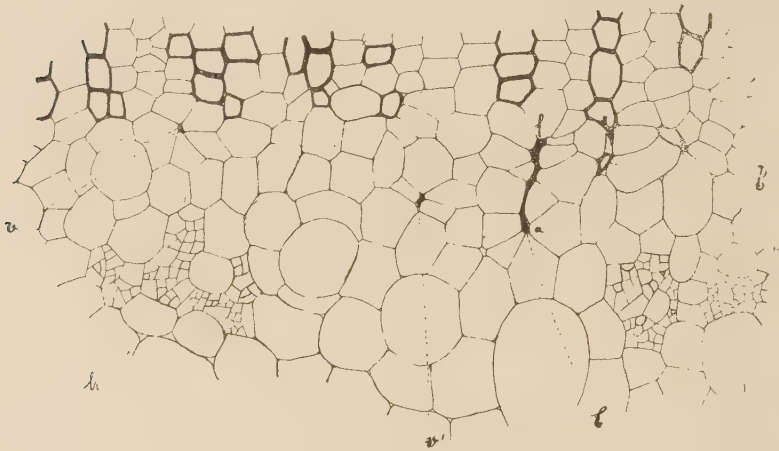


Fig. 12. — *Fuchsia coccinea*. Partie centrale du faisceau pétioleaire montrant liber interne et principalement la résorption des vaisseaux primaires entraînant une séparation plus grande entre liber interne et bois.

centrale du faisceau ; on voit qu'il y a au moins 3 cellules entre le liber et le bois ; latéralement il n'y en a plus qu'une ou deux ; on peut également constater que ce liber s'est formé dans des cellules semblables à celles de l'arc vasculaire, même les plus distantes qui pénètrent profondément dans le parenchyme supérieur du pétiole. Mais un fait surtout doit retenir notre attention : c'est la disparition des éléments vasculaires procambiaux qui n'existent plus qu'à l'état de traces intercellulaires. Ces traces peuvent être un simple point de lignification (*v*, *v'*) ou bien encore une véritable traînée

de lignine (*b*). Dans ce dernier cas, il est clair que le premier vaisseau ou la trachée que cette trace intéresse, après avoir occupé une position comme *a*, s'est rapproché du tissu secondaire jusqu'en *f*. Ce rapprochement s'est effectué rapidement et par une série de vaisseaux intermédiaires et c'est leur trace commune qui subsiste. Enfin d'autres vaisseaux comme *b'* sont seulement en voie de disparition ; l'un d'entre eux est même relié de façon très curieuse au tissu secondaire. Ce qui résulte de ces observations, c'est que le liber était primitivement plus proche du bois qu'il ne l'est dans la coupe que nous considérons.

Mais quelle a été cette première position du bois par rapport au liber? Il nous suffit pour cela de faire une coupe dans un organe plus jeune ; une coupe passant au niveau de passage du pétiole au limbe montre toujours un faisceau formé d'un bois secondaire bien développé avec du côté interne, des éléments petits, polygonaux qui séparent le bois du liber interne. Sur ce dernier nous pouvons faire les mêmes observations que précédemment : cellules de mêmes dimensions que celles de l'arc vasculaire et absence de méats intercellulaires. Nous trouvons encore des traînées ligneuses analogues aux dernières que nous avons observées ; mais il est une observation plus importante que toutes les autres parce que plus démonstrative : c'est, de même que nous l'avons constaté maintes fois dans la tige, l'existence d'éléments libériens différenciés dans une cellule accolée à un vaisseau de bois primaire. Un certain nombre de ces vaisseaux subsistent en effet ; leur présence a été nettement décelée par une coloration au vert d'iode. Des cellules comme 1 *vli* (fig. 13) montrent bien le rapport étroit qui existe entre le liber interne et le procambium. Mieux, il semble que le bois et le liber se sont différenciés dans un même élément auquel on ne saurait refuser le caractère procambial. Dans l'autre cellule libérienne (2 *vli*.) le cloisonnement donne une cellule de parenchyme *p* séparant le liber du bois, ce

qui n'est que la répétition de ce que nous avons observé jusqu'ici dans des cas analogues.

Nous voici donc entièrement fixé sur la valeur anatomique de la position du liber dans le pétiole adulte que nous avons tout d'abord choisi : il n'est qu'un caractère secondaire dû à l'éloignement ou à la disparition des premières trachées au contact desquelles s'étaient le plus souvent différencié

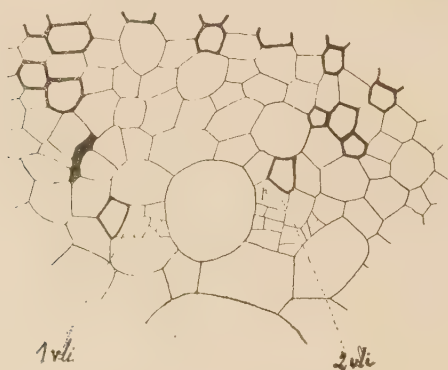


Fig. 13.— *Fuchsia coccinea*. Faisceau de pétiole plus jeune; le liber interne montre des relations plus étroites avec le bois : 1 et 2 *vli* = liber interne accolé au bois primaire.

le liber. Ce tissu intermédiaire est formé en majeure partie de parenchyme ligneux secondaire. Il convient ici de rappeler que la première observation que nous avons faite sur *Fuchsia coccinea* se rapporte à un jeune pétiole, à son niveau d'insertion avec la tige; nous y avons observé un cloisonnement des cellules accolées au bois, cloisonnement qui avait une configuration d'assise génératrice. Cette assise, croyons-nous, est à la base de la formation du tissu qui donnera, liber interne, et en partie parenchyme intermédiaire, qui le plus souvent se limite à une ou deux assises de cellules. Mais cette séparation devient plus grande lorsque se déve-

loppe le tissu secondaire ce qui entraîne les modifications précédemment indiquées.

Une autre idée est celle qui fait provenir le liber interne du liber externe lui-même, par recouvrement des bords latéraux du faisceau de la nervure. Les protagonistes de cette théorie basée sur des faits très précis sont surtout WEISS (44) en 1883 et Col (11) en 1904.

Weiss explique la position du liber interne par une torsion insensible de 180° en tout, portant sur une portion du liber normal; pour Col, le liber normal passerait en situation anormale de deux façons différentes :

a) « Soit brusquement, à la jonction des faisceaux de deux nervures » ;

b) « Soit peu à peu en occupant une situation de plus en plus latérale dans l'arc normal et se retournant peu à peu à sa face antérieure. » Il se produirait ainsi dans les feuilles le même phénomène mis en évidence par Gérard dans les plantules et nous pourrions voir là une preuve de plus à l'appui de la théorie bicollatérale : c'est d'ailleurs l'opinion de Weiss.

Mais ce recouvrement est-il bien à l'origine même de la formation du liber interne, ou n'est-ce qu'une communication pure et simple entre deux formations identiques différenciées à deux pôles opposés du faisceau ? Considérons une feuille de *Vinca major*, dans une première série de coupes faites un peu avant l'extrémité de la nervure médiane, nous observons un recouvrement du faisceau de bois par le liber externe. Ce recouvrement est unilatéral et extrêmement régulier (fig. 14) ; le liber externe passe à la partie antérieure de la nervure sans aucune interruption, par une cellule de parenchyme ou par des vaisseaux comme en *a* (fig. 14), par exemple ; Les éléments libériens sont à peu près tous de mêmes dimensions, et sont entourés avec les autres parties du faisceau par un endoderme très bien caractérisé.

Ceci observé, passons à l'étude de l'extrémité de la nervure ; mais auparavant, nous pouvons remarquer que la meilleure

des vérifications de la théorie de Weiss et de Col, ce serait l'éloignement progressif du liber interne de sa position antérieure vers la partie latérale du faisceau d'abord et postérieure ensuite ; ou autrement dit, les préparations que nous allons étudier ne doivent plus nous présenter d'îlots libériens

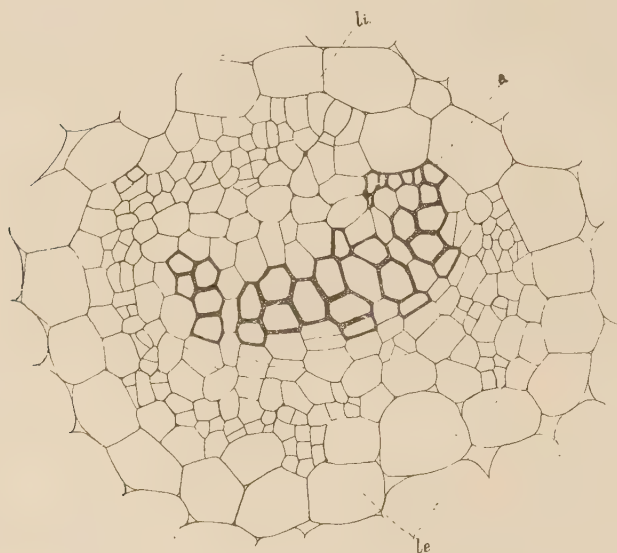


Fig. 14. — *Vinca major*. Nervure médiane d'une feuille avec recouvrement unilatéral du bois unissant le liber interne *li* au liber externe *le*.

isolés à la partie supérieure du faisceau. La connexion avec le liber externe doit être maintenue, et ne disparaître qu'autant que le liber interne disparaît lui-même !

Il n'en est nullement ainsi, et le liber interne existe encore sous la forme de faisceaux isolés au-dessus du bois ; la séparation des deux libers s'effectue par des vaisseaux de bois accolés à l'endoderme latéralement, de la même façon qu'en *a*, ainsi que nous l'avons déjà vu (fig. 14). Ce n'est qu'un peu plus haut dans la nervure que le recouvrement reparait, et

cette fois seulement, il semble être lié à la disparition du liber interne.

Nous ferons une observation analogue lorsque nous étudierons la plantule de *Solanum ovigerum* et nous verrons alors que cette connexion finale n'implique nullement la formation du liber interne par le liber externe; ce n'est là, d'après nous, qu'un exemple de ces anastomoses que nous avons parfois observées et sur lesquelles nous reviendrons plus tard : ici, dans les feuilles, la forme en arc recourbé du faisceau paraît être plus particulièrement propice à ces communications.

Ces conclusions, que nous retirons de l'étude d'une plante adulte, se trouveront pleinement confirmées par l'étude d'une très jeune feuille ayant environ un demi-centimètre de longueur. En aucun point de la nervure principale, nous ne trouvons le recouvrement, si caractéristique cependant dans l'échantillon précédent; le liber interne apparaît en un point libre de toutes communications avec le liber externe; puis, progressivement, sa différenciation s'accuse de plus en plus vers la base de la petite feuille : nous n'avons d'abord qu'un seul élément libérien, puis deux et tout près de l'insertion sur la tige, les flots libériens tendent à former une série de petites plages qui passent dans l'axe. Ce n'est qu'à la moitié environ de la course de la nervure médiane, qu'on l'observe pour la première fois, ceci montre que le recouvrement, terminal en quelque sorte, en ce qu'il marque la disparition du liber interne à l'extrémité de la feuille adulte, est de toute évidence d'ordre secondaire, postérieur à la différenciation même du liber interne, laquelle d'ailleurs évolue de bas en haut. Enfin nous avons fréquemment observé, en particulier dans *Solanum nigrum* et *Convolvulus arvensis*, une connexion du liber interne avec le liber externe au point de jonction d'une nervure latérale avec la nervure médiane. Mais nous ne croyons pas également que cela soit à l'origine du liber interne, car on n'a jamais constaté de faits analogues dans une jeune feuille,

où les deux libers sont nettement indépendants. Ici encore, on doit tenir compte de la forme recourbée des faisceaux que l'on étudie qui est au plus haut point susceptible d'entraîner des connexions entre deux formations identiques, primitivement séparées. Ces connexions ont alors un caractère d'anastomose pure et simple.

Les auteurs, Col par exemple, ont signalé la présence de liber interne dans la plupart des feuilles des plantes à faisceaux doubles. Généralement ce sont les nervures les plus grosses qui en sont pourvues ; il est extrêmement rare d'en trouver dans les fines nervures (Ex : *Vinca major*). Nous avons représenté (fig. III, pl. V) une coupe faite dans une feuille de *Vinca* où l'on peut voir du liber interne dans une petite nervure ; on en observe une autre dépourvue de liber interne d'abord, puis de liber externe, ce qui indique l'ordre de disparition des différents éléments constitutifs du faisceau de *Vinca major*.

Nous n'insisterons pas davantage sur les feuilles et nous indiquerons rapidement quelques observations que nous avons faites sur les fleurs.

Un mémoire particulièrement intéressant a été publié sur le système libéro-ligneux floral : celui de Grêlot, mais l'auteur n'étudie pas spécialement le liber interne ; il ne note même sa présence que dans quelques fleurs comme : *Apocynum cannabinum*, *Vinca major*, *Asclepias Cornuti*, etc... Il considère les faisceaux pourvus de liber interne comme bicollatéraux : « Le liber interne est très net, et tous les faisceaux qu'on rencontre dans la fleur, sont bicollatéraux ou même concentriques avec bois interne. »

Col consacre une partie de son travail aux fleurs, et s'occupe spécialement du liber interne ; il le rattache aux formations analogues signalées dans la tige et dans les feuilles, bien que cette corrélation n'existe pas toujours, et il donne comme exemple : *Daphne Mezereum*. Lamounette avait déjà constaté l'absence de liber interne dans la feuille de *Daphne*

laureola. Col note encore le recouvrement du bois par le liber externe, amenant la formation de faisceaux libériens concentriques et ainsi s'établit une continuité entre les faisceaux libériens de l'étamine, du périanthe, et du pédicelle, où ils sont périmédullaires. Ceci revient à dire qu'il existe du liber interne dans les pièces florales de *Daphne Mezereum*, mais que l'auteur a tout simplement refusé de qualifier ainsi une formation qui demeure liée au liber externe. La question

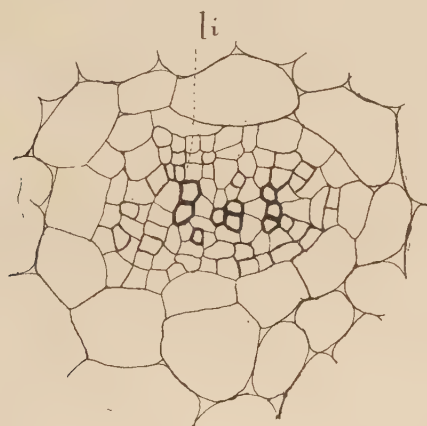


Fig. 15. — *Solanum nigrum*. Faisceau de l'anthere avec liber concentrique ;
li = liber interne.

mériterait d'être revue ; pour notre part, il nous a été impossible d'obtenir un échantillon de *Daphne*.

Col étudie également *Fuchsia coccinea* sur lequel nous avons fait quelques observations ; en particulier, nous avons constaté que le liber interne existe tout le long du filet staminal jusque dans l'anthere. Il en est de même d'ailleurs pour les deux autres fleurs que nous avons étudiées : *Convolvulus arvensis*, et *Solanum nigrum*, et c'est précisément le faisceau de l'anthere de cette dernière plante qui est figurée (fig. 15) ; on voit qu'il se compose d'un petit nombre de vaisseaux de bois, entouré d'un véritable cercle de cellules libériennes

remarquables par les membranes épaisses qui les caractérisent. Le liber est d'ailleurs peu abondant du côté interne ; il est réduit à quelques éléments dont certains sont accolés au bois lui-même. Nous ferions les mêmes observations pour *Convolvulus arvensis* et *Fuchsia coccinea*. Les pétales ont en général du liber interne à leur base, mais au fur et à mesure que l'on s'approche du sommet, le liber devient concentrique. Cela est, croyons-nous, en rapport avec la disparition des nervures relativement grosses de la base, qui se sont toutes divisées, pulvérisées en quelque sorte en un plus grand nombre de petites nervures. Nous retrouvons pour les fleurs ce que nous avons déjà constaté comme général pour les feuilles. Notons cependant qu'après un certain parcours dans la corolle, il devient difficile de distinguer des nervures principales et des nervures secondaires. On ne trouve plus dans une coupe passant dans un plan donné des nervures qui soient plus importantes que les autres et qui seraient ainsi susceptibles d'avoir du liber interne, et d'autres plus petites qui en seraient dépourvues. Le liber interne disparaît pour cette raison, à peu près à un niveau qui est le même pour les faisceaux qui en possèdent.

Telles sont les conclusions d'ordre général que nous avons retirées de l'étude des quelques fleurs que nous avons faite. Nous avons représenté (fig. 16) la nervure d'un pétale, à un niveau où l'on trouve du liber interne. Elle a ceci de particulier : c'est que le liber interne est sous-épidermique ; on observe également du liber sur les parties latérales du faisceau, mais nous ne croyons pas qu'on puisse considérer le faisceau libérien interne comme provenant du liber externe. Nous avons vu en effet que dans la feuille de *Vinca major*, les deux libers étaient reliés d'une façon continue par des éléments latéraux, nous avons vu également que cette liaison n'impliquait nullement que l'une des formations provenait de l'autre ; il en est de même pour les fleurs ; mieux, l'anneau libérien est ici discontinu ainsi qu'on peut l'observer figure 16.

Pour le pistil, seuls les faisceaux de l'ovaire ont du liber interne, d'ailleurs très peu caractéristique, et il en est de même pour les sépales. En résumé, il est extrêmement curieux de constater que de toutes les pièces florales, seules les étamines ont des faisceaux doubles sur toute leur longueur, à la façon des nervures médianes des feuilles de *Vinca* par exemple.

Les pédoncules floraux sont également intéressants à étudier en raison des recouvrements analogues à ceux que nous

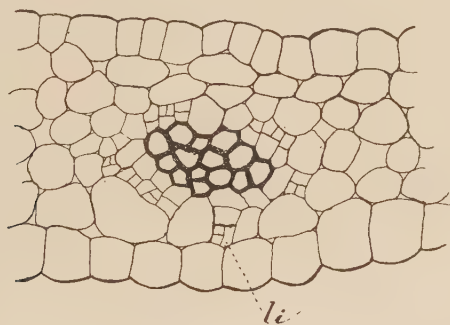


Fig. 16. — Pétale de *solanum nigrum* avec liber interne *li*.

avons déjà observés et qui sont ici d'observation courante dans ces organes. Nous nous bornons à faire observer que ce n'est pas toujours le liber externe qui recouvre le faisceau latéralement pour former le liber interne ainsi que le prétendent certains auteurs, et qu'il semble bien que c'est parfois le liber interne qui tend à recouvrir le faisceau pour aller s'unir avec le liber externe sans toutefois l'atteindre; c'est ainsi que nous voyons (fig. 17), en dehors d'une liaison très intime du liber interne avec les vaisseaux de bois, ce liber absolument devenu latéral en *l*. Les grandes cellules qui séparent *l* des éléments libériens groupés en *li*, représentent le début de la scission de l'anneau libéro-ligneux, en un certain nombre de faisceaux qui vont dans les pièces

florales ; dès le début de leur formation, ces faisceaux prennent une forme arquée.

Là se bornent nos observations sur les fleurs et les feuilles. Elles sont, on le voit, assez générales, mais doivent cepen-

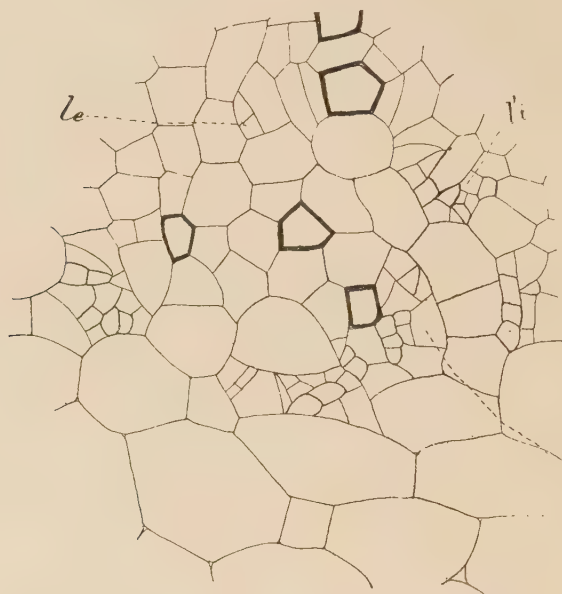


Fig. 17. — *Fuchsia coccinea*. Faisceau de pédoncule floral avec disposition très caractéristique montrant en dehors de la liaison étroite du liber interne avec le faisceau, sa tendance à le recouvrir unilatéralement en *l*; *l'*, liber interne d'un autre faisceau ; *le*, liber externe.

dant nous permettre de conclure une fois de plus, que le liber interne est fasciculaire et de plus autonome, car les relations qu'il a avec le liber externe sont postérieures à sa différenciation originelle.

DEUXIÈME PARTIE

CHAPITRE III

ETUDE DES PLANTULES

La deuxième partie de ce travail est consacrée à l'étude des plantules. Il nous a semblé intéressant, et au plus haut point démonstratif, de suivre la différenciation du liber interne dans des plantules d'âges différents ; ainsi, nous pourrions nous faire une idée sur le véritable caractère de cette formation.

Nous ne faisons que reprendre le travail de Lamounette, tantôt sur les mêmes plantules, tantôt sur d'autres. La difficulté d'obtenir des germinations, ne nous a guère permis d'opérer un choix, une sélection parmi les exemples étudiés. Tout ce que nous pouvons assurer, c'est que chacune de nos observations n'a été classée qu'après avoir été contrôlée sur d'autres échantillons ; leur exactitude aura acquis ainsi plus de rigueur.

Avant d'entreprendre cette étude, rappelons brièvement les caractéristiques générales d'une plantule au point de vue anatomique. De nombreux auteurs ont contribué à éclaircir cette question et cela dans les familles les plus diverses de Monocotylédones ou de Dicotylédones. Nous nous bornerons ici à la décrire de la façon suivante : une plante où seules les feuilles cotylédonaires sont représentées, avec entre elles une catégorie d'initiales qui en fonctionnant vont former les mamelons foliaires et la tige ; au pôle opposé, une

autre catégorie d'initiales donnant la racine ; entre les deux, une partie habituellement renflée et qui est la région où se fait à proprement parler le passage de la tige à la racine : c'est l'hypocotyle. La structure de cette zone intermédiaire a été et est encore très discutée : les auteurs n'étant pas d'accord pour interpréter les faits ; d'avance nous nous défendons de vouloir participer à ces discussions. Il n'est question ici que de liber interne, et les quelques conclusions relatives à l'hypocotyle ou à la plantule en général que nous énumérerons finalement, ne sont et ne peuvent être que de simples considérations sur un sujet que nous n'avons pas spécialement étudié.

1^o *Convolvulus tricolor* L.

Cette plantule a été étudiée par pas mal de chercheurs, plus spécialement par Lamounette et dernièrement par Chauveaud. Nous reprenons néanmoins complètement son étude, la question étant ici de savoir à quel niveau apparaît le liber interne ; certains auteurs l'ayant signalé jusque dans la racine, nous verrons ce qu'il en est et nous étudierons tout particulièrement l'hypocotyle.

Considérons d'abord une plantule à un état assez avancé de son développement.

La racine est du type quatre ; les faisceaux ligneux sont formés d'un nombre de vaisseaux variable suivant le niveau de la racine que l'on considère ; d'abord différenciés suivant une seule rangée radiale, des vaisseaux collatéraux en contact avec l'extrémité interne de chaque faisceau ne tardent pas à apparaître : leur différenciation s'est faite aux dépens du parenchyme adjacent. Les faisceaux libériens sont situés au-dessus d'une grande cellule qui est probablement un canal sécréteur ; ils sont étalés entre l'endoderme et le conjonctif interne ; le centre du cylindre central est occupé par un petit nombre de cellules très grandes avec des méats très

développés : c'est la moelle qui n'a aucun élément pouvant être considéré comme du liber. Lorsqu'on s'approche de l'hypocotyle, la constitution ne varie guère, et en aucun cas nous n'observons du liber interne dans la racine de *Convolvulus tricolor*.

Une coupe faite très près du talon de l'hypocotyle nous montre l'existence d'un grand nombre de vaisseaux ligneux collatéraux ; ce qui est le début des modifications importantes qui vont se produire plus haut. Les plages libériennes s'étalent de plus en plus contre l'endoderme, et finissent par former deux îlots ; ajoutons que cette scission du faisceau libérien primitif qui est ici effective pour deux faisceaux, l'est bien moins pour les deux autres où elle ne fait que commencer.

Dans une coupe faite maintenant à la base de l'hypocotyle, nous observons un élargissement du cylindre médullaire ; les faisceaux de bois se composent d'une agglomération de vaisseaux en dedans et surtout de part et d'autre du pôle ligneux radiculaire. De chaque côté, on trouve un massif libérien dont les éléments sont petits et comme écrasés entre le péricycle et le conjonctif interne : chacun de ces massifs d'après ce qu'on a vu précédemment, représente en réalité la moitié de deux massifs différents. Ici encore nous n'observons aucune trace de liber interne.

A un niveau supérieur, 3 faisceaux de bois perdent leurs relations avec le pôle ligneux radiculaire ; le quatrième se compose de 2 groupes de vaisseaux dont 1 seul est relié au pôle radiculaire par un très petit vaisseau qui est manifestement en voie de disparition ; le liber externe est séparé du bois par une ou deux assises de petites cellules, et certaines d'entre elles sont cloisonnées transversalement indiquant ainsi l'amorce de l'assise génératrice du tissu secondaire. En dehors des caractères que nous venons d'énumérer, ce niveau se caractérise essentiellement par l'apparition du liber interne ; d'une façon générale il peut être décrit de la façon suivante :

8 faisceaux de bois répartis par groupes de 2, et aussi 8 faisceaux libériens répartis de la même façon. Nous trouvons le liber interne dans deux faisceaux opposés, les deux autres n'en ont pas ; il occupe approximativement la position de premiers vaisseaux de bois latéraux que nous avons vu se former autour du faisceau radiculaire, au début de sa transformation en faisceaux que nous nommerons désormais : faisceaux hypocotylaires.

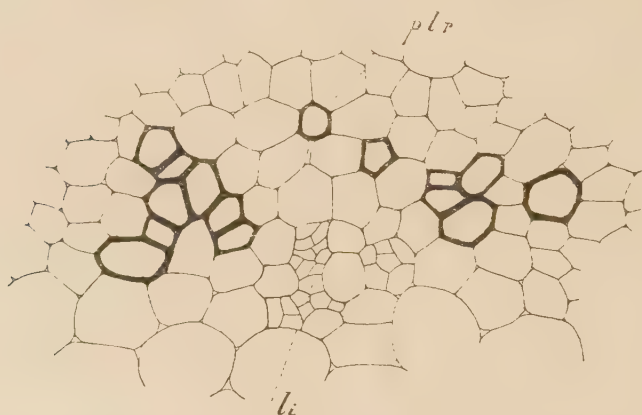


Fig. 18. — *Convolvulus tricolor*. Apparition du liber interne *li* dans l'hypocotyle ; *plr*, pôle ligneux radiculaire.

Dans chacun de ces faisceaux doubles ainsi qu'on les appelle parfois, bien que ce terme soit très imprécis, le liber interne n'est séparé du bois que par une ou deux cellules ; le parenchyme dans lequel il s'est différencié passe brusquement à de grandes cellules avec méats très grands ; il est formé d'éléments très réguliers de formes, et par leurs dimensions mêmes ils se rattachent plutôt au faisceau qu'à la moelle : tout ce tissu vasculaire semble provenir du même procambium (fig. 18).

Nous allons étudier maintenant une coupe faite très haut dans l'hypocotyle et nous allons voir comment se comporte

le liber interne au moment de la formation des faisceaux cotylédonaire. Pour la première fois, nous observons des éléments secondaires dans les faisceaux, provenant de l'activité d'une assise génératrice bien individualisée. Cela n'existe que dans les faisceaux pourvus de liber interne qui sont devenus bien plus importants que les deux autres; cependant, on peut dire que tous les vaisseaux de bois ne se rattachent pas à une même partie de la plantule, car nous sommes là en présence de traces; les quelques vaisseaux que l'on observe au centre même du faisceau, représentent très probablement les traces ligneuses des premières feuilles; tandis que les vaisseaux les plus latéraux représentent surtout les éléments de raccord avec les traces cotylédonaire. Le liber interne y est plus abondant; nous n'en avons jamais observé au contact même d'un vaisseau ligneux: de même que précédemment il y a au moins une cellule et au plus deux ou trois l'en séparant; d'autre part, il est également séparé des grandes cellules de la moelle par au moins une assise d'éléments dont certains sont encore régulièrement polygonaux. Si le liber interne est distinct du faisceau, il importe donc de le distinguer également de la moelle et si l'on veut se baser sur le simple caractère de dimensions des cellules, le liber interne se rattache au faisceau.

Il faut en effet insister sur ce fait que dans la plantule la plus âgée que nous avons étudiée, le liber interne se présente comme s'étant différencié dans des éléments qui ont des rapports les plus étroits avec le parenchyme vasculaire; parfois même nous nous trouvons en présence d'un tissu résultant du fonctionnement d'une assise génératrice qui aurait limité son activité à la formation d'une cellule libérienne et d'une cellule conjonctive adjacente; l'ensemble ne présente aucune différence avec les éléments vasculaires les plus externes.

Au-dessus, les 2 faisceaux doubles se divisent en 2 parties qui se raccordent avec le faisceau médian du pétiole et éga-

lement avec un petit faisceau latéral, qui disparaît d'ailleurs dès la formation des premières nervures du limbe de la feuille cotylédonaire.

Le liber interne se retrouve dans le pétiole seulement dans le faisceau principal. Les deux petits faisceaux latéraux en sont dépourvus. Le raccord s'effectue très rapidement et nous avons pu faire là une observation intéressante, en ce qu'en un point au moins le liber interne est différencié dans une cellule en contact avec un vaisseau de bois, d'une manière analogue à ce que nous avons observé dans la tige de *Fuchsia*, par exemple. Le liber interne y est très bien différencié, peut-être même plus qu'aux niveaux déjà étudiés.

Dans un pétiole, on trouve le liber interne non seulement sur les parties latérales du faisceau, mais dans son axe également, dans une position telle qu'il semble que nous aurions dû déjà observer sa trace plus bas. Ce liber axial a été en effet retrouvé dans l'hypocotyle en dedans d'un faisceau simple, mais dans un seul échantillon seulement ; il est alors assez éloigné du bois, et sa disparition en haut comme en bas est rapide.

Dans les feuilles cotylédonaires il n'y a plus de liber interne environ au $1/3$ de la course du faisceau principal. D'une manière générale, les éléments libériens du pétiole se sont toujours différenciés dans des cellules polygonales absolument distinctes du parenchyme supérieur qui est formé de grandes cellules arrondies. Il est même parfois en contact avec le bois ; et cela est d'autant plus remarquable que la différenciation s'est évidemment faite ici après celle des autres parties de la plantule que nous avons étudiées. Mais le plus souvent il en est séparé au moins par une cellule.

En résumé, il n'y a pas de liber interne dans la racine de *Convolvulus tricolor* ; sa différenciation s'effectue très haut dans l'hypocotyle un peu avant la formation des faisceaux cotylédonaires ; il existe également dans les pétioles, mais disparaît rapidement ; enfin entre le bois et le liber interne,

il n'y a le plus souvent qu'une seule cellule de parenchyme, et parfois même ces deux formations sont accolées.

Nous allons maintenant étudier des plantules plus jeunes afin de pouvoir localiser la différenciation première du liber interne.

Un premier échantillon avec des feuilles cotylédonaire non étalées, ne nous a guère donné de différences avec la plantule précédente. La différenciation est un peu moins accusée, la répartition demeurant la même. C'est ainsi, qu'alors que nous pouvions constater la présence de liber interne au moins dans l'une des traces des deux premières jeunes feuilles dans l'exemple précédent, nous n'observons rien de semblable actuellement. D'autre part, le faisceau lui-même n'a pas encore développé son tissu secondaire.

Dans les pétioles, nous retrouvons le faisceau libérien axial auquel il a été fait allusion plus haut. Mais cette fois on ne le retrouve pas dans l'hypocotyle ; ce fait manque d'ailleurs de généralité pour que nous puissions le considérer comme caractéristique. Tout au plus pourrions-nous supposer que l'îlot libérien axial du faisceau pétiole se différencie dans le pétiole d'abord, et que dans certaines plantules, on peut en trouver également et de manière secondaire tout à fait au sommet de l'hypocotyle. Nous nous bornons à signaler sa présence, aucun des auteurs ayant étudié *Convolvulus tricolor* ne l'ayant mis en évidence ; d'ailleurs dans un échantillon un peu plus jeune, à feuilles cotylédonaire encore maintenues dans le tegmen de la graine et où le liber interne est aussi bien différencié dans l'hypocotyle, et moins dans les cotylédons, cet îlot libérien ne s'observe plus dans ces derniers organes.

Étudions maintenant une plantule qui n'a environ que 2 centimètres de longueur. Nous constatons alors la présence de trois vaisseaux de bois dans chaque cotylédon et de six dans l'hypocotyle, se répartissant comme suit :

- 1-1 dans le plan cotylédonaire ;

2-2 dans le plan intercotylédonaire (fig. 19).

Dans ce dernier plan, à la partie interne de chacun des groupes ligneux existe une zone de cellules différant totalement des cellules de la moelle ; elles sont de dimensions égales aux cellules du parenchyme vasculaire ; elles se cloisonnent et forment les premiers éléments libériens. A ce stade, le cotylédon est sans liber interne et entre chacun des trois vaisseaux de bois, et les grandes cellules du parenchyme interne,

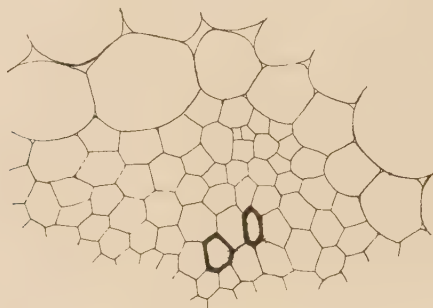


Fig. 19. — *Convolvulus tricolor*. Zone vasculaire du plan intercotylédonaire avec apparition du premier élément libérien interne.

existent au moins deux assises de cellules plus petites ; cela nous permet de localiser la différenciation du liber interne cotylédonaire dans l'assise la plus externe, d'après ce que nous avons observé précédemment (fig. 20, II). La disparition du liber interne se fait au moment du passage des faisceaux dans le cotylédon ; quand on l'observe pour la dernière fois, il est noyé dans une masse de parenchyme formé des cellules polygonales et sans méats intercloisonnaires, caractères qui sont nettement différents de ceux de la moelle.

Enfin, dans un dernier stade où la plantule n'a plus que 1 centimètre de longueur, il y a absence de toute différenciation ligneuse ; seul le protophloème externe est visible. On ne

trouve rien de caractéristique dans les pétioles cotylédonaire et dans les zones vasculaires qui en dépendent directement ; par contre, dans le plan intercotylédonnaire de l'hypocotyle, il y a un certain nombre de cellules à cloisonnement tangentiel, limitant du côté interne le parenchyme vasculaire (fig. 20 I) ; doit-on assimiler cela à une assise génératrice ?

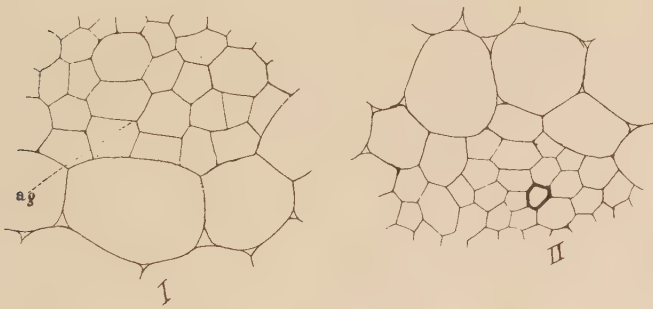


Fig. 20. — I. Cloisonnement tangentiel dans jeune plantule de *Convolvulus tricolor* aboutissant à la formation d'un parenchyme dans lequel le liber interne se différenciera. *ag*, zone génératrice.

II. Faisceau du pétiole cotylédonnaire avec deux assises de cellules au-dessus du bois.

certain l'ont fait dans des cas analogues, mais nous croyons qu'il importe plutôt de parler de cellules génératrices ainsi que nous l'avons déjà montré dans la première partie de ce travail, en ce qu'elles ne suivent pas toujours la loi d'ensemble qui préside à l'activité d'une véritable assise génératrice libéro-ligneuse. C'est incontestablement là, une partie du tissu procambial qui se montre particulièrement actif du côté interne après la différenciation des premiers éléments du protophloème externe. C'est le début de la formation du liber interne.

A un niveau inférieur, là où débute à peu près le liber interne dans la plantule bien développée, existent 3 ou 4 éléments franchement polygonaux qui sont en rapport avec le fais-

ceau procambial et saillants dans un tissu formé déjà d'éléments arrondis, que l'on doit considérer comme médullaire : ce sont très probablement ces quelques cellules qui plus tard se cloisonneront pour donner le liber interne.

Nous pourrions dès lors caractériser le liber interne de *Convolvulus tricolor* de la façon suivante : il résulte de l'activité, isolée ou groupée, d'un certain nombre des cellules les plus internes du procambium. La différenciation s'effectue d'abord presque au sommet de l'hypocotyle, et elle semble progresser aussi bien de haut en bas vers la racine, que de bas en haut vers la feuille cotylédonaire ; cependant elle ne descend pas très bas dans l'hypocotyle étant limitée à sa partie supérieure seule, et nous n'observons jamais de liber interne dans la racine ; du moins dans celle de la plantule la plus âgée que nous avons étudiée.

2^o *Ipomea volubilis*.

Il est inutile d'étudier le passage de la tige à la racine de cette plantule, car nous ferions les mêmes observations que précédemment ; il n'y a pas de liber interne dans la racine, et cela quelqu'âgée que puisse être la plantule. Nous nous bornerons à noter les faits les plus intéressants.

D'abord, il y a présence constante de liber interne dans les 2 faisceaux de l'hypocotyle qui se trouvent dans le plan cotylédonaire ; il apparaît cependant après la différenciation du liber interne des deux autres faisceaux et se développe très rapidement. En allant des cotylédons vers la racine voici nos principales observations :

Les nervures secondaires de la feuille cotylédonaire sont, de même que pour *Convolvulus tricolor*, toutes dépourvues de liber interne, et la nervure médiane n'en possède que sur une partie de son parcours : il disparaît peu après à la base du limbe. Le pétiole présente 2 éléments libériens dans des cel-

lules absolument différentes de celles du parenchyme supérieur. Fréquemment, on observe une activité des cellules limitant le bois du côté interne et cela surtout entre les faisceaux libériens et les premières trachées, ou bien encore une simple assise de petites cellules entre le bois et le liber interne. Les 2 pétioles se comportent différemment ; c'est ainsi qu'au-dessous nous trouvons plus de 2 îlots libériens dans l'un d'entre eux, l'autre par contre en possède toujours 2 et ce n'est qu'au moment de l'insertion sur l'hypocotyle que nous en observons davantage.

Pour le premier pétiole, nous avons pu constater une différenciation de liber interne dans une cellule accolée au bois ; enfin notons qu'il y a une tendance vers le recouvrement unilatéral du faisceau ligneux, par anastomose du liber externe avec les éléments les plus latéraux du liber interne.

A un niveau inférieur, sur une coupe passant à la base même des cotylédons pas encore séparés de l'hypocotyle, nous avons observé un passage du liber interne au liber externe intéressant l'îlot axial du faisceau médian d'un pétiole. Nous reviendrons sur cette observation (fig. 21). Les autres cellules libériennes sont séparées du bois au moins par une assise de parenchyme.

Entre les deux pétioles s'observe la jeune tige avec son anneau vasculaire qui a déjà un tissu secondaire développé avec quelques vaisseaux de bois différenciés. Chacun de ces vaisseaux de bois est placé en quelque sorte au centre d'un certain nombre de cellules qui se divisent très activement et certaines d'entre elles forment du liber interne. Là encore nous observons le contact entre les deux formations : bois et liber interne.

A un niveau inférieur, au moment du raccord avec les faisceaux de l'hypocotyle, nous trouvons du liber interne bien plus différencié et aussi plus abondant. Les premières traces vasculaires de la jeune tige que nous avons observées précédemment ont accentué la différenciation du liber

interne ; les éléments libériens ainsi formés gardent des étroites relations avec le faisceau normal, et sont à leur tour entourés de cellules très actives.

Plus au-dessous, nous pouvons distinguer 8 faisceaux groupés 2 par 2, comme pour *Convolvulus tricolor*. Les faisceaux qui se trouvent dans le plan cotylédonaire ont un tissu criblé interne avec un plus grand nombre d'éléments

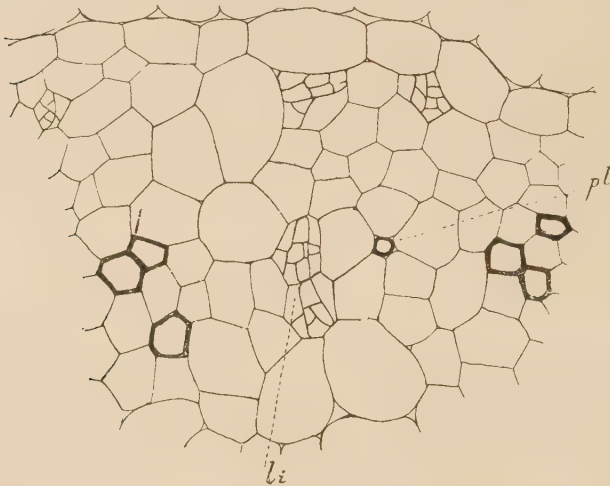


Fig. 21. — *Ipomea volubilis*. Partie centrale de faisceau cotylédonaire montrant liber interne *li* passant au liber externe.
pl, pôle ligneux.

qu'au-dessous, tous séparés du bois par une ou deux cellules de parenchyme. Les faisceaux qui se trouvent dans le plan intercotylédonaire sont plus volumineux : rappelons en effet qu'ils sont constitués à la fois par des traces foliaires et cotylédonaire. Ils présentent une zone génératrice bien caractérisée. Le liber interne y est très bien différencié. Dans la partie du faisceau qui correspond à la trace foliaire, il peut se présenter dans la cellule la plus interne du tissu

secondaire lui-même ; mais il se trouve le plus souvent dans des cellules qui semblent provenir d'un cloisonnement parfois régulièrement tangentiel, parfois quelconque d'éléments qui limitent leur activité à la formation d'une cellule libérienne et d'une cellule conjonctive. Les parties latérales du faisceau ont quelques vaisseaux de bois primaire qui sont en voie de régression ; le liber interne est en contact soit avec une cellule qui par ses dimensions rappelle les grandes cellules de la moelle, soit séparé de ces grands éléments par une assise d'éléments plus petits, présentant les plus grandes analogies avec les cellules du tissu vasculaire. L'ensemble : liber externe, bois et liber interne constitue un tout homogène, complètement distinct du tissu médullaire pour ce qui est du liber interne en particulier. A un niveau inférieur, il convient simplement de noter que le liber interne est encore plus abondant que précédemment dans le faisceau intercotylédonaire, ce qui n'est pas pour les faisceaux se trouvant dans le plan cotylédonaire. D'autre part, traces des premières feuilles et traces des faisceaux qui vont raccorder les faisceaux de l'hypocotyle à ceux des cotylédons, tendent maintenant à se confondre et nous nous trouvons bientôt en présence de la structure à proprement parler hypocotylaïre qui nous conduira à la racine. Cette structure se compose de vaisseaux de bois groupés en forme de V à pointes retournées vers l'endoderme ainsi que nous l'avons déjà constaté pour *Convolvulus*. Dès ce niveau, nous observons moins de liber interne dans tous les faisceaux ; et deux d'entre eux se trouvant dans le plan cotylédonaire ont leur liber interne qui disparaît alors qu'il persiste encore dans les deux autres. Quoique séparés du bois par au moins une assise de cellules, les éléments dans lesquels se trouvent ce liber sont incontestablement vasculaires, la moelle en est nettement distincte.

Ainsi donc, en nous basant sur des caractères de morphologie et d'anatomie dans l'étude de cette plantule, nous avons déjà trouvé des rapports très étroits entre le liber

interne et le faisceau ; il ne nous reste plus maintenant qu'à essayer de reconstituer l'évolution de la différenciation de ce liber afin de nous rendre compte si originellement il avait le même caractère fasciculaire.

Nous étudierons d'abord la plantule peu après la formation du liber interne. A cet âge, les pétioles cotylédonairens en sont totalement dépourvus ; entre les vaisseaux de bois les plus internes et les grandes cellules du parenchyme supérieur, nous trouvons une ou deux assises de cellules identiques à celles que l'on trouve dans le faisceau ; certaines d'entre elles sont cloisonnées transversalement et ce cloisonnement affecte parfois un élément accolé au bois lui-même ; en général, ce cloisonnement est particulièrement actif autour de quelques trachées ; il en résulte la formation de liber interne ; notons que ce ne sont pas seulement les cellules qui se trouvent à la partie supérieure du faisceau qui se divisent, mais aussi, ainsi que nous avons pu le constater sur quelques coupes, des cellules représentant le parenchyme ligneux ou libérien externe. Cette activité quasi-générale d'éléments fasciculaires non encore différenciés, tend à nous montrer une fois de plus que nous sommes là en présence de toute la masse procambiale.

A ce stade, les traces foliaires dans l'hypocotyle ne sont représentées que par du liber externe ; de part et d'autre les traces cotylédonairens présentent un liber interne peu différencié, parfois réduit à un simple cloisonnement transversal d'un élément semblable aux autres cellules de l'anneau vasculaire.

Le liber interne n'est pas bien caractérisé dans les traces qui se trouvent dans le plan cotylédonaire lui-même ; l'une d'entre elles a un groupe de petites cellules en dedans de l'arc ligneux, et c'est sans doute aux dépens de quelques-uns de ces éléments que se forme le liber ; car, l'autre trace a la même organisation avec un cloisonnement tangentiel affectant ces cellules et du liber interne différencié dans l'une

d'entre elles : cela indique une évolution plus grande des éléments de ce faisceau.

Dans tous les faisceaux, le liber interne disparaît et il semble bien qu'il ne descend pas aussi bas dans l'hypocotyle que pour le précédent échantillon.

Dans une plantule encore plus jeune, on n'observe de liber interne nulle part, bien que le bois et le liber externe soient très bien différenciés à ce stade. Seules, quelques cellules actives en dedans du bois indiquent un début de différenciation de liber interne ; ces cellules ne sont que des parties du faisceau qui évolueront par la suite pour donner aussi bien du tissu libérien que du parenchyme. Les pétioles cotylédonaire qui se caractérisaient au stade précédent par la présence d'éléments actifs localisés autour de quelques trachées, ne présentent rien de semblable. Enfin, dans l'hypocotyle, nous avons pu constater un cloisonnement tangentiel, analogue à celui que nous avons observé pour *Convolvulus tricolor* ; et dans l'un comme dans l'autre cas cela s'observe peu avant la formation des faisceaux cotylédonaire : c'est là encore une de ces fausses assises génératrices dont l'activité très limitée, se borne à former une cellule libérienne et une cellule compagne : ce sont à proprement parler des cellules génératrices, elles ne se distribuent jamais suivant le schéma fixe caractérisant l'assise génératrice libéro-ligneuse.

Nous pourrions arrêter là nos observations sur *Ipomea volubilis*, mais l'étude d'une autre plantule plus jeune nous paraît nécessaire car elle nous permettra de préciser relativement l'âge auquel se différencie le liber interne. Nous retrouvons en effet ici les 6 vaisseaux de bois qui caractérisaient l'avant-dernier stade de la plantule de *Convolvulus tricolor*, où il nous a été possible d'observer au moins le début de la différenciation du liber interne, stade qui dès lors correspond à l'échantillon précédemment étudié pour *Ipomea volubilis*. Dans l'échantillon actuel, pas de liber interne.

En résumé : apparition plus tardive du liber interne dans *Ipomea volubilis* que dans *Convolvulus tricolor*, mais plus grande distribution : le liber interne intéresse les 4 faisceaux de l'hypocotyle ; cependant il est plus abondant dans les 2 faisceaux qui se trouvent dans le plan intercotylédonaire que dans les deux autres. Sa différenciation se fait dans des éléments incontestablement vasculaires et de la même façon que pour *Convolvulus tricolor* ; il faut noter qu'elle va moins loin dans l'hypocotyle pour les 2 faisceaux qui se trouvent dans le plan cotylédonaire.

3° *Nolana atriplicifoliata*.

Lamounette a étudié *Nolana prostrata* ; la description qu'il donne du passage de la tige à la racine est à peu près celle que nous ferons dans un instant. Mais la formation du liber interne a été très rapidement étudiée, et en particulier il n'a pas saisi le rapport étroit qu'il y avait entre la « formation tardive de la moelle à une assez grande hauteur dans l'axe hypocotylé » et la position du liber interne.

La racine de *Nolana atriplicifoliata* est du type 2 ; dans sa partie la plus grêle, elle se présente avec un anneau cortical très épais et un cylindre central très petit. Aux grandes cellules de l'endoderme et du péricycle, fait suite un ensemble de petites cellules où sont différenciés bois et liber externe ; l'axe est représenté par trois ou quatre éléments parenchymateux de dimensions plus grandes (fig. 1, pl. VI) ; à un niveau supérieur, à la place de ces éléments on trouve de grands vaisseaux de bois unissant les 2 faisceaux. Le liber externe n'a subi aucune modification ; cependant, entre ce liber et le faisceau ligneux, un certain nombre de cellules se cloisonnent transversalement. Cela est en rapport avec l'épaississement du cylindre central qui s'est déjà effectué plus haut ; le parenchyme qui s'est formé de la même manière

à ce niveau, s'intercale entre les vaisseaux du centre et entraîne ainsi de nouveau la formation de 2 faisceaux de bois. D'autre part, les massifs libériens sont maintenant en petits îlots séparés l'un de l'autre par une ou deux cellules de parenchyme ; dans le conjonctif central on trouve 1 ou 2 éléments cloisonnés transversalement, l'un d'entre eux étant manifestement du liber interne : nous pouvons les considérer comme les dernières traces d'éléments libériens qui vont se préciser au-dessus.

Une coupe faite plus haut dans l'hypocotyle nous montre, en effet, une plus grande activité des cellules du parenchyme central (fig. II, pl. VI). Le liber externe est sous la forme d'îlots qui maintenant vont d'un pôle ligneux à l'autre et il n'est parfois séparé de ce pôle que par un seul élément conjonctif ; le bois a gardé son caractère radiculaire. Ce sont non seulement des cellules du parenchyme libérien qui se divisent comme en *e* par exemple mais aussi des cellules du centre du cylindre central, là où théoriquement devrait se trouver la moelle. Mais elles ne se divisent pas toutes, ainsi qu'on peut s'en rendre compte sur cette même figure ; les cellules *a*, *b*, *c*, ont une différenciation inégale ; d'autre part, elles sont groupées de façon à former une sorte d'arc, et si nous considérons les cellules *d*, *e*, comme faisant partie du même ensemble, nous sommes alors en présence d'un véritable anneau de cellules actives, tandis qu'au centre, en un point qui peut être considéré comme l'axe du cylindre central, il n'y a aucun cloisonnement. Ces cellules comme *e*, *d*, sont également intéressantes en ce qu'elles nous permettent de rattacher les cellules libériennes internes au liber externe par le cloisonnement continu des éléments se trouvant entre les deux formations ; cela est si vrai qu'au niveau que nous considérons actuellement, si nous supposons que de l'activité de ces cellules devait résulter partout du liber, nous serions amené à constater qu'il se produit pour le liber, le même phénomène que pour le bois, à savoir l'union des 2 faisceaux libériens primi-

tifs en un seul faisceau dans un plan perpendiculaire au plan ligneux ; dans d'autres échantillons nous n'avons par contre observé qu'un simple rapprochement vers le milieu du cylindre central où existe parfois une rangée de cellules non cloisonnées. Nous surveillerons de très près ces cloisonnements plus haut.

Une coupe faite à un niveau supérieur, nous montre une division bien plus active des éléments du parenchyme central ; une véritable assise génératrice s'est formée de part et d'autre de chaque faisceau de bois. Le cloisonnement des éléments qui se trouvent immédiatement en dedans du liber externe aboutit à la formation de plusieurs assises de conjonctif qui séparent le liber externe des cellules plus internes qui sont également des cellules libériennes. Aux dépens de ce conjonctif se forment aussi quelques vaisseaux de bois. L'assise génératrice persiste sous le liber externe et elle est encore plus distincte que précédemment. D'une façon générale, la majorité des cellules constituant le cylindre central manifeste une activité qui rappelle celle d'un jeune tissu et en particulier celle d'un procambium. Le liber interne est bien différencié, mais ici comme au niveau précédent une cellule au centre demeure inactive. Des traces ligneuses cotylédonaire sont visibles pour la première fois à ce niveau (fig. III, pl. VI).

A un niveau supérieur, nous sommes en présence de faisceaux de bois radiculaires réduits à 2 ou 3 vaisseaux, tandis que les traces cotylédonaire deviennent de plus en plus nombreuses ; on est désormais en pleine phase de raccord de la racine à la tige. Les éléments du cylindre central comme *m* qui se trouvaient au centre de l'anneau libérien interne deviennent plus nombreux ; d'autre part, ils tendent à prendre une forme arrondie avec méats intercloisonnaires : nous sommes désormais indiscutablement en présence de la moelle (fig. 4, pl. VI), et la cellule *m* que nous avons observée plus bas n'en était que le début. Les cellules libériennes internes sont encore groupées autour de la moelle et s'écartent

d'autant plus du centre que la moelle prend plus d'importance; extérieurement à la zone que nous venons de considérer, il y a toujours une grande activité aussi bien des éléments placés sous le liber externe que ceux qui environnent les faisceaux de bois, que nous pouvons considérer désormais comme des traces cotylédonnaires.

Au-dessus, l'anneau libérien interne est rompu dans le plan intercotylédonaire ; les éléments ainsi séparés, quoique ne venant jamais au contact avec le bois, s'en rapprochent néanmoins, tandis que la moelle s'élargit de plus en plus. Le liber externe subit également des modifications : Les cellules les plus proches du bois sont plus différenciées, fixent plus fortement l'hématoxyline que celles se trouvant dans le plan intercotylédonaire qui sont plus jeunes et doivent être assimilées à des traces foliaires.

Enfin, plus haut, les phénomènes que nous venons d'observer s'accroissent et il y a formation de 2 faisceaux cotylédonnaires liés entre eux par des traces vasculaires correspondant aux premières feuilles. Chaque faisceau cotylédonaire présente un liber interne très bien différencié et dont les éléments ne sont plus séparés du bois que par une seule cellule de parenchyme ; ils sont d'autre part absolument distincts de la moelle qui est formée uniquement de grands éléments avec larges méats. Le liber externe est bien plus caractérisé et aussi plus abondant que le liber interne. Les pétioles cotylédonnaires présentent au-dessus du bois plusieurs îlots libériens : ils paraissent formés d'éléments plus jeunes que ceux du liber externe dont les membranes sont plus épaisses (fig. VI, pl. VI). A ce même niveau, la trace foliaire ne présente qu'une différenciation du tissu criblé normal, dans un tissu qui est encore à l'état procambial. Cependant il est intéressant d'observer qu'une cellule comme *li* (fig. VII, pl. VI) peut être considérée comme génératrice de liber interne : il se différencierait ainsi peu après le liber externe et avant que soit organisé le tissu secondaire.

La feuille cotylédonaire ne possède du liber interne que dans la nervure médiane et il disparaît progressivement au fur et à mesure que l'on s'approche du sommet : réduit finalement à un seul élément libérien, sa disparition s'effectue bien avant celle du liber externe.

Il importe d'étudier maintenant des échantillons jeunes qui nous donneront une idée plus précise sur la différenciation de ce liber. Cette étude est particulièrement intéressante en ce que nulle part ailleurs, nous ne retrouverons une activité cellulaire aussi grande que celle qui caractérise ces jeunes plantules de *Nolana*. Nous avons déjà observé un fait semblable pour l'échantillon précédent, mais cette activité est ici encore plus grande.

Une coupe faite dans un jeune cotylédon nous montre des cellules en voie de division autour des quelques vaisseaux de bois qui composent le faisceau à cet âge. Cette division est surtout active sous les 2 plages de liber externe et face à la partie interne du bois. Il est incontestable que l'activité de ces derniers éléments est en rapport avec la formation de liber interne ; cette division affecte soit une rangée de cellules accolées au bois, soit encore (fig. V, Pl. VI) des cellules séparées du bois par un ou deux éléments du procambium. En *li*, le liber interne est déjà différencié.

A un niveau inférieur, au point d'insertion du cotylédon sur l'hypocotyle, cette division des éléments voisins du bois et du liber est aussi active, principalement en dedans du faisceau ligneux et nous devons rappeler qu'à ce niveau le liber interne est plus abondant que dans la nervure médiane de la feuille cotylédonaire. Au moment où s'individualisent les faisceaux de l'hypocotyle, la même activité persiste ; la moelle que nous observions nettement, disparaît et fait place à une organisation anatomique correspondant aux figures II et III du stade précédent. Nulle part ailleurs qu'en cette région, nous ne constatons une division qui intéresse pour ainsi dire tous les éléments du cylindre

central ; en 2 points seulement elle affecte une orientation tangentielle : c'est sous les 2 faisceaux libériens externes. Nous devons ajouter que l'assise ainsi formée est discontinue (*f*, fig. 22). Partout ailleurs le cloisonnement se fait dans un sens quelconque. Près du liber externe, cette activité aboutit à la formation de liber ; d'autres éléments par contre donnent simplement des cellules conjonctives.

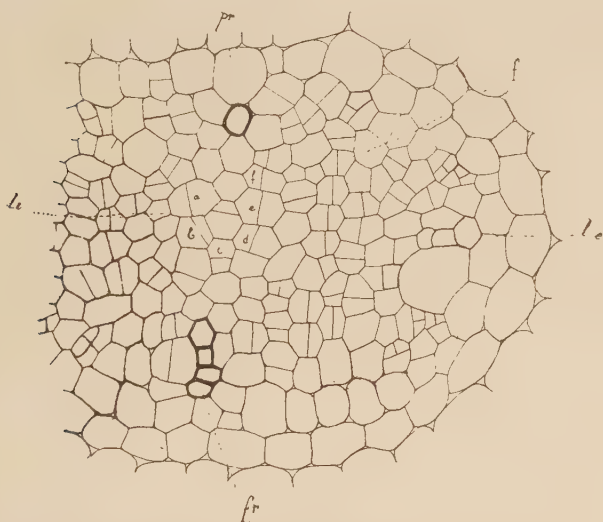


Fig. 22. — *Nolana atriplicifoliata*. Structure d'une jeune plantule avec activité ; parenchyme interne du cylindre central.
pr et *fr* : pôle et faisceau racinaire.

Au milieu du cylindre central, nous voyons une division générale intéressant les cellules *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, qui dans l'ensemble tendent à former un anneau englobant une cellule qui elle-même se divise. Tout ceci peut être assimilé à ce que nous avons observé figure II avec cette seule différence que le liber interne n'est pas individualisé ; la cellule du centre est destinée à former la moelle.

Au-dessous, nous ne voyons rien de semblable ; les

cloisonnements sous le liber externe existent encore, mais au moins quatre assises de cellules allant d'un pôle ligneux à l'autre sont inactives ; les vaisseaux de bois sont plus nombreux que précédemment et le liber externe plus groupé ; cette structure persiste jusqu'à la base de l'hypocotyle et nous n'observons rien de caractéristique quant au liber interne.

Dans un échantillon plus jeune à cotylédons insérés dans le tégument de la graine, on trouve toujours du liber interne dans les pétioles cotylédonaire ; il est différencié dans une cellule en contact avec les grands éléments du parenchyme supérieur et certains des éléments proches, ou même accolés au bois : ceux-ci sont en voie de division. Le bois est représenté uniquement par 3 vaisseaux et au moins 3 cellules de parenchyme, semblables aux cellules du parenchyme vasculaire, les séparent du liber interne. Nous notons également qu'à ce niveau il n'y a pas de liber externe en dessous du bois, mais de part et d'autre et de telle façon qu'il n'est plus séparé du liber interne que par 1 ou 2 éléments, mais là se bornent les rapports que nous avons constatés entre ces 2 tissus, car nous n'avons jamais observé de communications.

A ce stade, le liber interne disparaît de bonne heure et cela au moment de la formation des faisceaux cotylédonaire ; les cellules du parenchyme qui se trouvaient en dedans des faisceaux ligneux sont très actives, et il n'en est pas de même de toutes les autres régions du cylindre central. Plus bas dans l'hypocotyle, nous trouvons simplement quelques cloisonnements des cellules axiales, sans que cela rappelle la grande activité que nous avons observée au stade précédent ; nous passons ainsi à la racine sans autres modifications de structure qu'un groupement des îlots libériens.

Enfin, dans une plantule qui a au plus 1 centimètre de longueur, le liber externe seul est différencié ; le bois et le liber interne ne s'observent nulle part.

En résumé, pour *Nolana* comme pour les 2 exemples précédents, le liber interne se différencie de bas en haut et de haut en bas ; la première région où il se montre, c'est au sommet de l'hypotycole et à la base des pétioles cotylédonaire. Cette différenciation est le résultat ou le corollaire d'une activité d'éléments du parenchyme du cylindre central. Ce cloisonnement affecte d'abord les cellules les plus proches du bois, puis au fur et à mesure que l'on descend dans l'hypocotyle, il intéresse des éléments plus internes. Cette progression vers le centre est en rapport avec la disparition progressive de la moelle ; finalement ces cloisonnements entourent une ou deux cellules qui sont les dernières traces du tissu médullaire de la tige ; ils finissent par occuper l'axe même de l'hypocotyle et disparaissent peu après. Le liber interne d'une plantule âgée se comporte de la même manière. La position centrale de ce liber qui émigre de plus en plus vers la périphérie au fur et à mesure que se forme la moelle, en dehors des considérations de formes ou de dimensions de cellules, nous amène à donner au liber interne de *Nolana atriplicifoliata*, le même caractère fasciculaire que nous avons reconnu aux deux précédentes plantules.

Les Nolanées présentent beaucoup d'affinités avec les Solanées ; nous procéderons donc à l'étude d'un certain nombre d'exemples pris dans cette famille. Gérard donna comme origine du liber interne, le liber externe lui-même, par une différenciation progressive de ce dernier vers le centre du cylindre central et l'isolement ensuite de la partie la plus interne par un parenchyme qui s'intercalerait entre les deux formations. Lamounette nia cette communication ; mais il est bon de remarquer qu'il ne cite qu'un seul exemple à l'appui : *Solanum nigrum*, qui précisément n'a pas été étudié par Gérard dont les observations portèrent sur *Datura stramonium* et *Atropa Belladonna*. Ceci a tout de même de

l'importance, car, avant de rejeter les conclusions d'un auteur, il importe de contrôler ce qu'il a observé sur les mêmes échantillons dont il s'est servi. Cela a été le cas en ce qui nous concerne pour *Convolvulus tricolor* ; nous nous efforçons toujours d'étudier si ce n'est la même espèce, du moins un représentant du même genre ; nous ne serons que plus à l'aise pour étudier, si cela est possible, un exemple de notre choix susceptible de confirmer davantage nos conclusions.

Nos observations portèrent sur deux espèces du genre *Solanum* : *S. seathefolium* et *S. ovigerum* ; on pourra ainsi se rendre compte de la différence que peut avoir au point de vue du liber interne deux espèces d'un même genre. Nous étudierons ensuite *Atropa Belladonna* que des auteurs comme Van Tieghem, Beauvisage ont étudié, en dehors de Gérard déjà cité ; et enfin *Physalis pubescens* ou l'Alkékenge doux qui est une plante assez commune des jardins.

4^o *Solanum seathefolium*.

Il est connu que chez les Solanées, le liber interne apparaît très tôt dans l'hypocotyle et Bonnier dans son traité indique même sa présence dans la racine ; nous n'avons pas cru devoir consigner ici les observations faites sur cette partie de la plantule de *Solanum seathefolium*, il aurait fallu répéter, ou à peu près, celles de *Nolana*. Notons simplement qu'il n'y a pas de liber interne ; ce dernier n'apparaît qu'à la base de l'hypocotyle ; nous n'envisagerons donc que l'hypocotyle et les cotylédons.

A la base, le cylindre central présente 2 faisceaux de bois ayant leur première trachée accolée au péricycle, la structure radiculaire y est donc encore manifeste ; cependant les vaisseaux sont plus groupés et d'autre part des éléments latéraux apparaissent, éléments que nous avons déjà appris à connaître sous le nom de vaisseaux hypocotylaires. En pas-

sant de la zone vasculaire au milieu du cylindre central, nous remarquons que sauf pour 1 ou 2 des cellules de ce parenchyme interne, il n'y a pas de méats intercloisonnaires, et en particulier les 2 ou 3 assises qui se trouvent en dedans du bois et du liber externe ne présentent aucune différence avec celles de la zone vasculaire : ce caractère d'absence de méats nous sera très utile dans le cas présent, ainsi que nous le verrons bientôt.

Au-dessus, les vaisseaux hypocotylaires sont plus nombreux ; nous sommes en présence de 2 faisceaux ligneux formés de vaisseaux s'étalant entre la première et la deuxième couche sous-péricyclique, et se raccordant par leur centre avec les faisceaux radiculaires qui ne sont plus représentés que par deux trachées. Le liber externe a de nombreux éléments différenciés, et certains d'entre eux ne sont plus séparés du bois que par une seule cellule de parenchyme (fig. I, pl.VII). C'est à ce niveau que nous observons pour la première fois du liber interne. Il est accolé à une grande cellule qui occupe exactement l'axe du cylindre central (*m*) et que l'on peut pour cette raison considérer comme le premier indice de la moelle : elle a une forme arrondie et présente des méats avec toutes les cellules qui l'entourent, sauf cependant avec la cellule libérienne. Ce liber n'intéresse qu'un seul faisceau et est séparé du bois par au moins une assise de cellules. Nous notons d'autre part qu'une de ces cellules intercalaires se divise (*a*). Un fait, qui nous a amené d'ailleurs à le considérer ici comme important, un fait curieux est la présence de méats intercloisonnaires, pour toutes les cellules qui se trouvent en dedans du faisceau de bois dépourvu de liber interne. Il ne tarde cependant pas à apparaître ; nous observons alors que le premier îlot libérien s'est rapproché du bois tandis que l'autre en est séparé par 2 ou 3 cellules. A ce niveau les vaisseaux hypocotylaires perdent leur liaison avec le pôle ligneux radiculaire (fig. II, pl.VII) et un parenchyme formé d'éléments arrondis occupe maintenant une

position nettement centrale, d'où le liber interne est exclu ; nous nous trouvons en ce moment en présence d'une moelle bien constituée. D'une manière bien moins caractéristique il est vrai, cela nous rappelle ce que nous avons déjà observé pour *Nolana atriplicifoliata*.

A un niveau supérieur, nous trouvons 3 îlots de liber interne, dont 2 pour l'un des faisceaux (fig. 3, pl. VII). Ils sont toujours différenciés dans des éléments distincts de ceux de la moelle, les faisceaux ligneux n'ont guère subi de modifications. Plus au-dessus (fig. 4 *a* et 4 *b*, pl. VII) le liber interne est beaucoup plus évolué ; il y a un plus grand nombre de cellules compagnes par élément libérien ; enfin, dernier caractère, les faisceaux cotylédonaire commencent à s'individualiser ; notons encore que le liber interne tend à se grouper en dedans des deux faisceaux de bois dont ils sont toujours séparés au moins par 2 cellules.

Au moment du raccord avec les cotylédons, le liber interne est peu abondant (fig. 5, pl. VII) dans l'un des faisceaux ; dans les pétioles cotylédonaire, il y a un rapprochement du liber interne au bois : un seul élément de conjonctif demeure entre eux ; et enfin dans toute la nervure médiane de la feuille, on trouve du liber interne. Celui-ci peut être formé de nombreux éléments* (fig. 6, pl. VII) ou d'un très petit nombre, suivant que l'on a affaire à l'une ou l'autre feuille cotylédonaire. Il est certain que les cellules dans lesquelles se sont différenciés ce liber, font partie du faisceau, car on peut reconnaître en dehors d'elles l'endoderme. Cela s'observe surtout tout à fait à l'extrémité de la nervure médiane (fig. 7, pl. VII), où les relations avec le bois sont très étroites : le liber interne s'est différencié dans une cellule accolée à un vaisseau. Sa disparition s'effectue avant celle du liber externe.

L'étude d'échantillons plus jeunes nous donne ceci d'intéressant : nous constatons la présence de liber interne dans les cotylédons et son absence ou sa différenciation bien moins

l'accusée dans l'hypocotyle. Dans la feuille cotylédonaire, le liber interne est environné d'éléments très actifs (fig. 8, pl. VII). De cette activité résulte aussi bien du parenchyme que des nouvelles cellules libériennes. Une coupe faite dans l'hypocotyle à un niveau correspondant au début de la formation des faisceaux cotylédonaire, ne montre qu'un seul îlot de liber interne, avec une cellule voisine qui se divise très probablement pour former un élément analogue ; nous avons d'ailleurs constaté dans l'échantillon précédent qu'à ce niveau le liber interne avait groupé ses éléments, contrairement à ce qui existe plus bas où ils sont plus ou moins dispersés. Une seule cellule sépare ce liber du bois (fig. 9, pl. VII) et elle se divise également, de même qu'un certain nombre d'autres autour des vaisseaux ; est à remarquer la forme polygonale par laquelle elles se lient entre elles.

Au-dessous, cette activité du parenchyme vasculaire disparaît ; tous les éléments du conjonctif interne ne diffèrent guère entre eux, de sorte que la moelle ne peut plus être caractérisée ; le liber interne s'y trouve encore mais disparaît peu après.

Dans une plantule plus jeune, une cellule cloisonnée transversalement demeure la seule indication que nous puissions avoir du liber interne dans l'hypocotyle ; dans le cotylédon par contre, il y a un seul élément libérien qui se caractérise par plusieurs cellules compagnes. Il n'est séparé du protoxylème que par une cellule de parenchyme.

Enfin dans un dernier stade, on ne trouve plus dans les cotylédons, que des cloisonnements nombreux des éléments qui se trouvent au-dessus de l'unique vaisseau de bois existant alors, et nous n'observons rien dans l'hypocotyle.

En résumé, cette plantule possède une zone où l'activité des éléments, qui forment le liber interne, est localisée à la partie supérieure de l'hypocotyle et à un degré plus accentué dans les pétioles cotylédonaire. La différenciation se fait de bas en haut, à partir de cette région dans les pétioles coty-

lédonaires, et aussi de haut en bas dans l'hypocotyle ; mais ce ne sont plus alors que des traces cotylédonaires qui disparaissent rapidement ; enfin il faut constater qu'ici, comme pour *Nolana atriplicifoliata*, au fur et à mesure que la moelle s'individualise dans l'hypocotyle, le liber interne s'éloigne de plus en plus du centre pour se rapprocher du

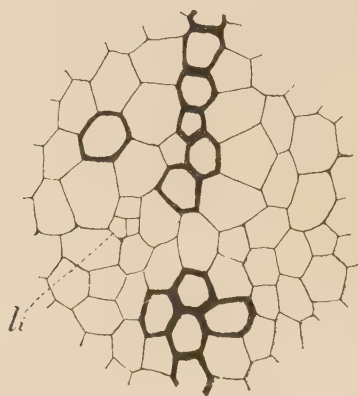


Fig. 23. — *Solanum ovigerum*. Apparition du liber interne à la base de l'hypocotyle ; li liber interne.

bois : cela est une preuve en faveur du caractère fasciculaire de cette formation.

5° *Solanum ovigerum*.

Ainsi que nous l'avons dit plus haut, cette plantule bien qu'étant du même genre que la précédente, présente de notables différences au point de vue du liber interne ; d'autre part, nous y avons retrouvé la communication entre les 2 libers signalée par Gérard, et que bien des auteurs par la suite ont niée. Si nous n'avions étudié que *Solanum seethefolium* il est fort probable que nous eussions fait de même.

Le liber interne apparaît à la base même de l'hypocotyle

de cette plantule; les deux faisceaux de bois radiculaires unis au centre du cylindre central par du métaxylème, se sont à peine disjointes (une seule cellule les sépare), que nous constatons l'apparition du liber interne de part et d'autre du faisceau. Ce liber est distinct du liber externe grâce à 2 ou 3 éléments de parenchyme qui s'intercalent entre eux, tandis qu'il n'y a qu'un seul élément du côté du bois, ou même aucun élément intermédiaire, le bois étant alors accolé au liber interne. Nous n'observons d'abord qu'un seul élément libérien, puis apparaît un deuxième. Fait important, ils sont reliés au liber externe, dont ils ne paraissent être qu'une dépendance, mais nous reviendrons en détail sur cette question (fig. 23).

Au fur et à mesure que nous montons dans l'hypocotyle, le nombre d'éléments libériens augmente entre les faisceaux de bois (3 ou 4); et finalement, nous sommes en présence de plusieurs îlots s'étalant dans un plan perpendiculaire au plan ligneux et joignant les deux massifs libériens externes: en somme nous avons, à ce niveau, deux faisceaux de bois, et ce que l'on pourrait considérer comme un seul faisceau libérien groupant liber externe et interne. Il y a parfois communication entre les cellules, mais le plus souvent aussi, il y a un parenchyme intercalaire; enfin, notons la présence d'une cellule libérienne différenciée dans l'axe même du cylindre central (fig. 24).

La question étant de savoir si nous avons là une moëlle dans laquelle serait différenciée le liber interne, il nous paraît opportun de faire remarquer qu'à la place même où nous trouvons en ce moment du liber, il y avait un peu plus bas du bois, et que dès lors ce tissu central doit être considéré par nous comme étant essentiellement un parenchyme vasculaire. D'autre part, nous sommes encore dans la partie tout à fait inférieure de l'hypocotyle et la structure racine demeure prédominante avec seulement quelques vaisseaux hypocotylaires. Le liber interne reste d'ailleurs au centre très longtemps, quelques vaisseaux de bois apparaissant sous

le liber externe achevant de l'isoler de ce liber ; on peut dire qu'à ce niveau, nous avons la structure suivante pour le cylindre central : un liber externe sous-péricyclique allant d'un pôle ligneux radiculaire à l'autre, deux faisceaux de bois radiculaires et quelques trachées entre le liber externe et

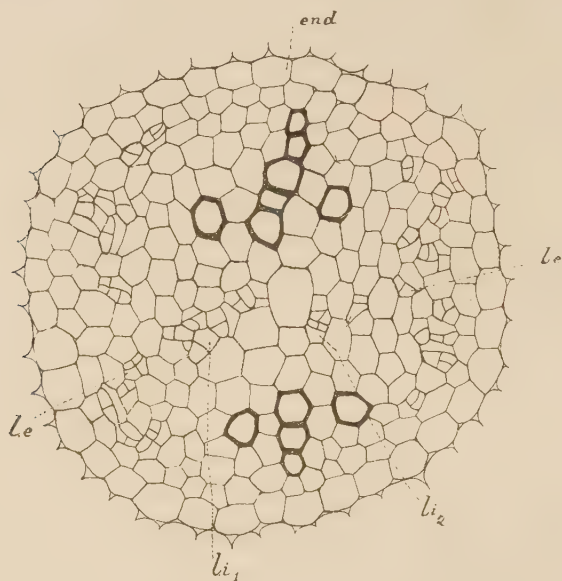


Fig. 24. — *Solanum ovigerum*. Liber interne à un niveau supérieur dans l'hypocotyle ; li_2 et li_1 liber interne.

le liber interne, et enfin les éléments occupant l'axe du cylindre sont des cellules libériennes.

Durant toutes ces modifications de structure, le cylindre central ne s'est guère développé ; il n'en sera plus de même désormais. En effet, très près du sommet de l'hypocotyle le cylindre central s'élargit ; les deux formations bois et liber externe, n'ont pas varié : le bois radiculaire est cependant réduit à un ou deux vaisseaux qui sont les premières trachées accolées au péricycle ; par contre, le liber interne s'est écarté du centre. Les éléments qui le constituent sont à la périphérie

d'un tissu formé d'un petit nombre de cellules arrondies avec des méats intercellulaires. Une fois de plus, nous observons ce fait dès la constitution de la moelle. Celle-ci se développe rapidement et au moment de la formation des faisceaux cotylédonaire, le liber interne n'est plus séparé du bois que par un seul élément de parenchyme quand il ne lui est pas directement accolé (fig. 25).

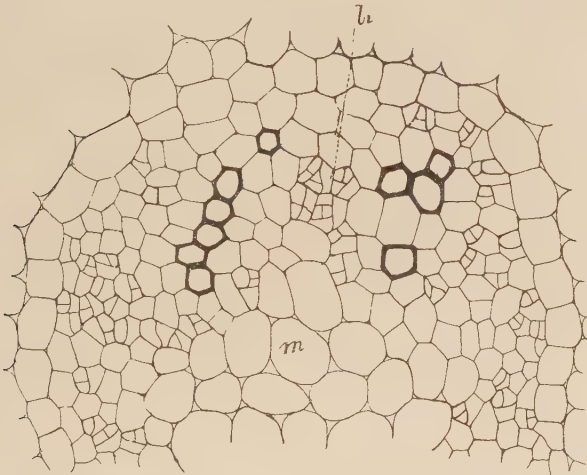


Fig. 25. — *Solanum ovigerum*. Liber interne au moment de la formation des faisceaux cotylédonaire. La moelle *m* est bien individualisée.
li, liber interne.

Dans les régions intermédiaires, on trouve les traces des premières feuilles ; l'une d'entre elles à liber externe et interne bien différenciés, tandis qu'entre eux, une cellule commence seulement à se lignifier. Quand les cotylédons s'individualisent morphologiquement, le liber interne s'y retrouve aussi abondant qu'au-dessous ; il est plus indépendant du bois : une ou deux cellules l'en séparent, mais il se retrouve tout au long de la nervure médiane de la feuille cotylédonaire, et aussi dans les grosses nervures secondaires,

où nous avons pu l'observer, différencié dans une cellule en contact d'une part avec le bois, d'autre part avec l'assise palissadique (fig. 10. Pl. VII).

Nous voyons d'après cet exposé combien sont grandes les différences de structure entre les deux *Solanum* étudiés; bien plus abondant et mieux organisé, le liber interne de *Solanum ovigerum* offre d'autre part cette particularité de présenter dans la partie inférieure de l'hypocotyle, des anastomoses avec le liber externe tout à fait caractéristiques. Gérard avait donc bien observé, mais nous croyons seulement qu'il s'est trompé dans son interprétation, d'après laquelle il ne considère le liber interne comme étant une dépendance étroite du liber externe. C'est ce que nous verrons par l'étude d'échantillons jeunes.

Si l'on étudie des plantules à feuilles cotylédonaire étalées ou simplement libérées partiellement du tégument de la graine, les différences ne sont pas grandes avec le type que nous venons de décrire et qui avait un début de formation des premières feuilles. Il n'en est plus de même pour une plantule ayant ses cotylédons encore renfermés dans le tegmen. Les coupes de pétioles s'obtiennent difficilement et nous nous bornerons aux observations faites dans l'hypocotyle jusqu'au niveau où disparaît le liber. Une coupe faite au sommet de l'hypocotyle, nous montre une trace foliaire avec un seul vaisseau de bois, et des traces cotylédonaire qui sont d'ailleurs dans le même plan que les faisceaux ligneux radiculaires, avec les deux premières trachées. Le liber externe, très abondant, s'étale sous le péricycle et au centre même du cylindre central, on observe deux cellules libériennes bien différenciées. Le tissu, dans lequel elles se sont formées, se compose de 3 à 4 rangées de cellules alternant régulièrement d'un pôle ligneux radiculaire à l'autre. De formes polygonales et sans méats intercloisonnaires, ce tissu ne peut pas être assimilé à une moelle : c'est un parenchyme ordinaire qui en raison de son jeune âge, pourra évo-

luer pour donner du liber interne avec un plus grand nombre d'éléments.

Au-dessous, les traces foliaires ont disparu, et le liber interne présente toutes les caractéristiques d'une différenciation plus récente que précédemment. D'autre part, il n'est plus situé dans l'axe même du cylindre central mais de part et d'autre de cet axe.

Au-dessous, le liber externe et le liber interne ne sont plus séparés que par une seule cellule, ou encore par des éléments cloisonnés entre les deux tissus. C'est là seulement que nous avons trouvé un parenchyme actif dans cet hypocotyle. Il est à remarquer que le liber interne ne s'indique plus que par une simple cloison transversale affectant une cellule dont les reflets nacrés des membranes nous ont seuls permis de la déterminer. Il est évident que cette activité est en rapport avec les communications que nous avons observées entre les 2 libers en étudiant l'échantillon précédent.

Enfin dans une plantule très jeune qui n'a environ que 1 centimètre de longueur, nous ne voyons que des traces cotylédonaire peu différenciées ; il n'y a nulle part du liber interne. Son apparition est donc consécutive à l'apparition des premiers éléments du métaxylème et surtout des traces foliaires ; son évolution est rapide ; il devient aussi abondant que le liber externe et dans l'ensemble sa différenciation se fait dans l'hypocotyle de haut en bas ; c'est ce que nous a montré l'étude du 2^e échantillon de *Solanum ovigerum*, où les membranes des cellules libériennes étaient bien plus épaisses dans la partie supérieure que dans la partie inférieure de l'hypocotyle. Cela détruit l'idée qui fait dépendre le liber interne du liber externe. Ces deux tissus sont autonomes et sont simplement susceptibles de s'anastomoser. Nous reviendrons sur cette question.

6° *Atropa Belladona* L.

[Nous avons déjà dit que Gérard étudia cette plantule et qu'il donna au liber interne la même origine que celle qu'il avait donnée à *Datura stramonium* : le liber externe. Lamourette cite également cette plantule parmi celles qu'il a étudiées, mais il se borne à donner des conclusions sans rien décrire : pour lui, le liber interne se forme par des cloisonnements de quelques éléments du parenchyme central et il est donc médullaire. En 1891, Beauvisage dans le *Journal de Botanique* résumait son opinion de la façon suivante : « Après avoir minutieusement examiné à ce point de vue tous mes échantillons, je dois déclarer qu'ici l'explication de M. Hérail ne serait pas soutenable tandis que celle de de Bary est évidemment la bonne pour l'*Atropa Belladona*. » Enfin il complétait sa pensée de la façon suivante : « Ces massifs criblés sont en contact immédiat ou presque immédiat avec les groupes vasculaires, en dedans ou en dehors d'eux, ou sur leurs côtés, sans que la régularité des alignements radiaux soit en rien interrompue. »

Nous avons observé de nombreux faits analogues dans les 4 tiges que nous avons étudiées ; il convient de savoir si ces conclusions valables pour la tige de la Belladone le sont également pour la plantule.

La constatation principale, celle qui résume toutes nos observations, est la suivante : une même trace libérienne peut être successivement intra-ligneuse ou interne, inter-ligneuse ou enclavée dans des vaisseaux de bois, et de là externe (du moins dans une jeune plantule). Le liber interne est représenté par un seul élément au moment de son apparition dans l'hypocotyle ; mais en montant vers les cotylédons il devient de plus en plus important, s'éloigne du centre du cylindre central, de façon à laisser au sommet de l'hypocotyle après la formation des faisceaux cotylédonaire,

une partie axiale qui a toutes les caractéristiques d'une moelle.

Le liber interne est également très abondant dans les feuilles cotylédonaire: il y en a jusqu'à l'extrémité de la nervure principale, mais sa disparition est antérieure à celle du liber externe. Le grand développement de liber interne est du fait de la différenciation du tissu secondaire surtout dans le plan intercotylédonaire ; cela n'a fait évidemment qu'activer la formation de ce liber, car déjà, il s'organise dans

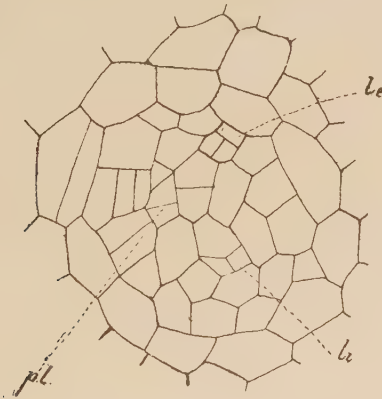


Fig. 26. — *Atropa Belladonna*. Procambium de mamelon foliaire où l'on peut considérer *li* comme génératrice de liber interne.
le : liber externe.

un procambium ; considérons en effet, un des mamelons foliaires (fig. 26) qui se trouve entre les cotylédons : le faisceau procambial est constitué par un parenchyme dont quelques éléments sont en voie de division. Nous pouvons parfaitement distinguer une cellule libérienne externe bien différenciée (*le*), un parenchyme (*pl*), ligneux et enfin une cellule libérienne interne (*li*) dont le cloisonnement très caractéristique ne doit laisser aucun doute sur sa nature ; enfin elle a des membranes plus minces que *le*, ce qui tend à prouver qu'ici comme ailleurs, le liber interne s'est formé après le liber externe dans le procambium.

L'étude d'une plantule plus jeune nous montre que le

liber interne est plus abondant dans les feuilles cotylédonaire que dans l'hypocotyle. Dans les cotylédons, il s'observe fréquemment en contact direct avec le bois ou avec une cellule de parenchyme intermédiaire qui ainsi que nous l'avons montré maintes fois, a la même origine que la cellule libérienne elle-même. Il y a tendance du liber interne à se rapprocher de l'externe vers le sommet de la feuille cotylédonaire, mais nous n'avons jamais vu des relations aussi nettes que celles que nous avons constatées dans la feuille de *Vinca major*. Dans l'hypocotyle, le liber reste en contact intime

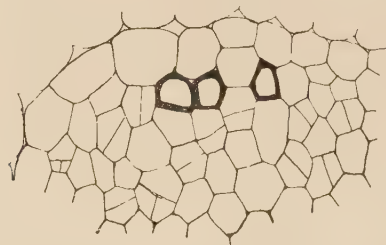


Fig. 27. — *Atropa Belladonna*. Jeune faisceau hypocotylaire montrant l'activité du parenchyme en dedans et de part et d'autre du bois.

avec le faisceau de bois : nous reviendrons sur ce sujet ultérieurement. Ce qu'il importe d'observer ici, c'est l'absence du liber interne axial qui existait dans la plantule précédente ; il est donc de différenciation postérieure et sa présence est très certainement liée au développement des traces foliaires.

Dans une plantule plus jeune, on observe à la base des cotylédons, une activité très grande des éléments du parenchyme vasculaire et cela est manifeste surtout pour les éléments accolés et au-dessus du bois. Dans l'hypocotyle, la même activité se retrouve pour à peu près tous les éléments du cylindre central (fig. 27) et enfin l'une des cellules cloisonnées contre le bois tend à devenir interligneuse ; mais ceci ne s'observe que pour un seul faisceau, l'autre ne subit aucune modification. Cette cellule est évidemment destinée à donner l'élé-

ment libérien interligneux que nous avons observé dans les deux précédents échantillons. Enfin, à un niveau inférieur, tous ces cloisonnements disparaissent et nous arrivons peu après dans la racine.

Il en est donc d'*Atropa Belladonna* comme des autres plantules étudiées; la différenciation se fait de bas en haut et de haut en bas avec comme point de départ le sommet de l'hypocotyle et la base des cotylédons. Les relations du liber interne avec le faisceau procambial sont encore plus nettes que partout ailleurs; le liber dans cette plantule semble être une formation essentiellement mobile occupant une position quelconque autour de la trace cotylédonaire. Ceci sera étudié à la fin de ce mémoire.

7° *Physalis pubescens*.

Aucune plantule ne nous a paru plus intéressante que celle de *Physalis*; en dehors de la formation du liber interne, les observations que nous avons faites nous ont été très utiles pour la bonne compréhension de l'hypocotyle en général; cela tient à ce que les germinations assez avancées, que nous avons obtenues de ces plantules, nous ont permis de suivre le début de la différenciation générale du tissu secondaire dans l'hypocotyle. Nous avons constaté ainsi que cette évolution coïncidait avec une véritable involution d'autres tissus ayant joué un rôle prédominant dans la première partie de la vie de la plantule. Mais envisageons d'abord la question liber interne. Pour cela nous étudierons une plantule où le secondaire n'est pas encore différencié, puis des plantules plus jeunes.

La nervure médiane de la feuille cotylédonaire a un liber interne très abondant présentant avec le faisceau des relations les plus étroites, analogues à celles que nous avons déjà observées dans d'autres plantules et en particulier bois et liber interne sont différenciés dans des cellules accolées.

Dans la partie supérieure de l'hypocotyle, au moment du raccord des faisceaux, on trouve dans le plan intercotylédonaire des cellules libériennes in'ernes qui ne sont rien de moins que des traces foliaires. Au-dessus de ces cellules, existe une amorce d'assise génératrice. A ce niveau nous avons observé un fait important : ce liber interne est foliaire et est anastomosé avec le liber interne des cotylédons ; nous observons d'autre part une anastomose avec le liber externe foliaire. Ces anastomoses visibles sur une même coupe sont donc très rapides. Le liber interne des traces cotylédonaire est différencié dans des cellules de dimensions variables, les unes grandes, les autres par contre plus petites qui constituent le parenchyme intra-ligneux. Enfin dernière observation : le liber interne est devenu prédominant sur le liber externe.

A un niveau inférieur, la structure rappelle beaucoup celle de *Solanum ovigerum*. Les vaisseaux hypocotylaires apparaissent à la fois sous le liber externe et de part et d'autre du pôle ligneux radiculaire dont les premières trachées ne sont plus qu'à l'état de traces ; le liber interne est formé de nombreux éléments occupant le centre même du cylindre central. A ce moment, les dimensions des cellules deviennent à peu près les mêmes pour tout le cylindre central et enfin, malgré sa position axiale, certaines cellules libériennes sont encore en contact direct avec le bois.

Plus bas, le cylindre central devient plus petit et le liber externe redevient alors prédominant sur le liber interne qui garde sa position précédente pour l'un de ses éléments, tandis que l'autre présente des rapports étroits avec les vaisseaux ligneux différenciés sous le liber externe. La structure radiculaire va désormais s'affirmer de plus en plus. A un niveau inférieur, les vaisseaux de racine s'unissent aux vaisseaux de l'hypocotyle de manière à prendre l'aspect d'une branche d'X. Cette union est eomplète pour l'un des faisceaux et ne l'est jamais pour l'autre au niveau que nous considérons

actuellement. Là où serait le point de contact des deux branches de l'X, existent deux puis une seule cellule de parenchyme entre les 2 faisceaux (fig. 28 et 29) qui a formé du liber interne li_1 ; un autre élément libérien est rejeté à l'extérieur par l'union du faisceau radiculaire au faisceau hypocotyle mais reste accolé à un vaisseau de bois. On

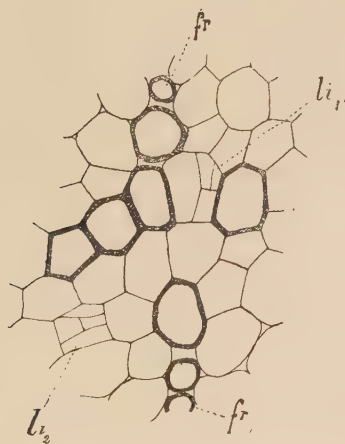


Fig. 28. — *Physalis pubescens*. Liber interne à la base de l'hypocotyle.

voit quel aspect curieux prend le liber interne dans l'hypocotyle (fig. 28) qui se trouve placé entre 3 vaisseaux de bois.

Enfin, lorsque les 2 faisceaux radiculaires s'unissent, l'une des cellules libériennes internes se rapproche davantage de l'extérieur (li_2), tandis que l'autre garde la même position et disparaît peu après. Y a-t-il lieu de considérer la cellule li_2 comme étant désormais du liber externe. Cet élément libérien était primitivement en dedans du bois, et il est maintenant en dehors séparé du liber externe et des premières trachées par une ou deux cellules de parenchyme. Ses relations avec l'un ou l'autre de ces tissus sont les mêmes; il con-

vient de considérer cette cellule libérienne comme la dernière trace de liber interne visible dans l'hypocotyle.

Des observations intéressantes peuvent être faites dans une plantule de 1 à 2 centimètres de longueur, car elle nous permet de nous rendre compte des premières différenciations libériennes internes. La feuille cotylédonaire en est dépourvue à cet âge ; on trouve au-dessus du faisceau de la nervure

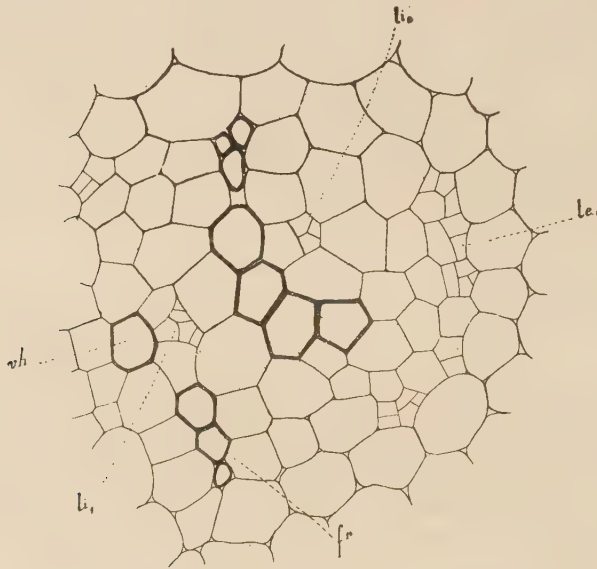


Fig. 29. — *Physalis pubescens*. Liber interne à un niveau supérieur de l'hypocotyle.

*li*₁ *li*₂, liber interne ; *vh*, vaiss. au hypocotylaïre ;
fr, faisceau radulaire.

médiane quelques éléments de parenchyme faisant la transition avec le tissu palissadique ; c'est aux dépens de ce parenchyme que se forme le liber interne. Le pétiole présente une certaine activité du parenchyme sus-jacent : ce sont tantôt des éléments en contact avec le bois qui est bien différencié, tantôt d'autres séparés du bois par une cellule. Nulle part nous n'avons observé du liber interne bien caractérisé.

Au sommet de l'hypocotyle, les traces cotylédonaire qui se composent de 3 à 4 vaisseaux de bois avec de part et d'autre quelques éléments du liber externe, présentent en dedans du bois quelques cellules, identiques de formes et de dimensions, à celles dans lesquelles s'est différencié le liber externe. Ce dernier est légèrement recouvrant pour l'un des faisceaux, mais ce recouvrement ne va jamais jusqu'à la constitution de liber interne.

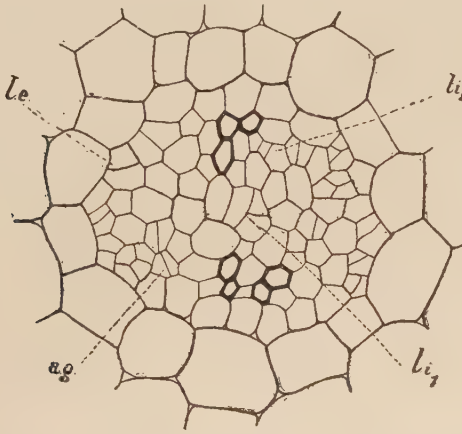


Fig. 30. — *P. pubescens*, jeune hypocotyle avec début de différenciation de liber interne en li_1 , et li_2 .

A ce même niveau, nous n'observons pas de traces foliaires. A un niveau inférieur, nous nous trouvons en présence d'une structure de racine avec faisceaux alternes. Nous trouvons un début de liber interne; d'après ce que nous avons observé sur l'échantillon précédent, des cellules comme li_1 et li_2 (fig. 30) peuvent être considérées comme génératrices de liber interne.

Au-dessous, le cylindre central est plus petit, les faisceaux radiculaires tendent à s'unir au centre. Aucun cloisonnement ne signale la formation de liber interne et cependant nous

avons vu dans l'échantillon précédent qu'il y avait encore du liber interne à ce niveau.

Les mêmes généralités qui ont été retirées de l'étude des plantules précédentes s'appliquent ainsi à *Physalis pubescens* : première différenciation de liber dans la région du sommet de l'hypocotyle et de la base des cotylédons et de là, progression vers la partie inférieure de l'hypocotyle d'une part et vers le sommet des cotylédons d'autre part ; enfin, les rapports avec le faisceau sont attestés à côté d'autres caractères, par des anastomoses entre liber interne et liber externe sur lesquelles nous reviendrons.

Nous étudierons maintenant une plantule très âgée afin de savoir ce que devient cette structure hypocotylaire lorsque le tissu secondaire est bien développé. Les premières feuilles sont étalées et il y a un début de différenciation des feuilles suivantes ; nous nous bornerons cependant à étudier l'hypocotyle et les cotylédons.

Une coupe faite dans les pétioles cotylédonaires, montre un faisceau constitué principalement par du bois secondaire ; les vaisseaux du bois primaire ne sont plus qu'à l'état de traces, et c'est la position du liber interne par rapport à ces traces que nous devons envisager ; dans ce cas, on ne peut nier les relations qui existent entre ces 2 formations.

Le liber interne devient très abondant dans les pétioles au moment de leur insertion avec l'hypocotyle ; il est séparé du faisceau par 1 ou 2 éléments de parenchyme, mais une séparation analogue existe entre le liber externe et le bois. Entre les cotylédons, on trouve la tige qui a constitué son anneau vasculaire : il y a prédominance absolue du liber interne sur le liber externe. Le tissu secondaire est surtout développé dans les plans foliaires, et n'existe pas dans les plans cotylédonaires : Dans ce dernier plan, on trouve cependant du liber interne différencié dans une cellule séparée du liber externe en formation par une seule assise de parenchyme. Dans les plans foliaires, l'anneau vasculaire est discontinu,

des grandes cellules effectuant du côté interne la disjonction d'éléments du cambium, qui l'entourent de part et d'autre. A la faveur de cette discontinuité, le liber externe et le liber interne ne sont plus bien éloignés et nous avons observé une anastomose entre les 2 tissus, anastomose analogue à celle que nous avons constatée chez *Fuchsia coccinea*. D'autres faits semblables peuvent être observés plus bas dans l'hypocotyle ; d'une façon générale le liber est périphérique à quelques cellules franchement médullaires et, à ce niveau, souvent différencié dans un élément qui est en contact avec le bois. Au-dessous, l'hypocotyle présente un tissu secondaire très développé. Les traces cotylédonaire semblent être en voie de disparition. Seules, les trachées primitives subsistent et quelques vaisseaux qui raccordaient à un stade plus jeune la racine à la tige et que nous avons nommé vaisseaux hypocotylaires : ils unissent les derniers éléments du procambium aux vaisseaux secondaires. Les dimensions des éléments qui constituent le cylindre central sont capricieuses et on ne peut se baser sur ce caractère pour différencier, en dehors des zones vasculaires, plutôt une région de ce cylindre central qu'une autre. Une seule chose nous intéresse ici, c'est la tendance qu'ont les éléments vasculaires qui se trouvent dans le plan foliaire, à substituer désormais leur activité à ceux qui se trouvent dans le plan cotylédonaire et qui ont fini, en quelque sorte, le rôle si important qu'ils ont joué dans la première partie de la vie de la plantule, avant l'apparition des feuilles. Les vaisseaux de bois qui existaient alors se retrouvent maintenant isolés les uns des autres et présentent des traces manifestes d'une involution ou plus exactement d'une regression, en raison de l'inactivité qu'ils doivent commencer à manifester ; ce qui est en rapport avec la disparition des feuilles cotylédonaire dès que la plante a individualisé sa tige. Le raccord se fait maintenant avec les premières feuilles, bien plus qu'avec les feuilles cotylédonaire.

Le liber interne qui est toujours très abondant tend à occuper désormais une position axiale dans le cylindre central. C'est peu après que s'effectue le raccord avec la racine. Les traces cotylédonaire, qui au-dessus tendent à disparaître, conduisent aux faisceaux radiculaires qui eux ont gardé toute leur organisation ; ils forment avec les traces foliaires un anneau vasculaire assez régulier. Ils établissent ainsi entre ces traces la liaison latérale qui n'existait pas au-dessus. Ces faisceaux radiculaires s'unissent bientôt au centre du cylindre en rejetant alors de part et d'autre le liber interne précédemment axial ; il est maintenant entre les vaisseaux de la racine et ceux des traces foliaires encore visibles. Aucune cellule ne sépare ces éléments libériens du bois à ce moment ; et l'on peut considérer le cylindre central en entier comme ayant donné des cellules vasculaires. Le liber externe est redevenu alors prédominant sur le liber interne ; et quelques éléments de ce dernier communiquent avec le liber externe. Cette communication n'entraîne nullement la disparition du liber interne qui existe encore au-dessous : ce qui détruit la possibilité d'une origine du liber interne aux dépens du liber externe, comme l'avait admis Gérard. Ce n'est en fait qu'une simple anastomose.

Le liber interne subsiste encore plus bas au moment où les faisceaux foliaires vont s'unir à travers le centre du cylindre central aux faisceaux de la racine. Il tend alors à devenir externe ; nous l'avons d'ailleurs déjà constaté pour un échantillon moins âgé, mais cette tendance ne s'affirme pas davantage. Il disparaît à la base même de l'hypocotyle.

Nous n'insistons pas davantage sur cette plantule ; nous avons d'autre part fait allusion plus haut, aux conclusions que nous comptons retirer de son étude pour l'hypocotyle en général.

8° *Asclepias curassavica*.

La plantule d'*Asclepias curassavica* est assez différente au point de vue du liber interne de celles que nous avons étudiées jusqu'ici.

La racine est du type binaire, et peu avant de pénétrer dans l'hypocotyle, le bois est sous forme de 2 faisceaux étalés sous le péricycle ou sous l'assise sous-péricyclique. Les vaisseaux les plus latéraux sont séparés des faisceaux de liber par 3 ou 4 rangées de cellules. Ce liber est lui-même formé de plusieurs éléments intéressant aussi bien le péricycle que les couches plus profondes.

Au-dessus, il y a constitution de 4 faisceaux de bois, en rapport 2 à 2 avec les pôles ligneux radiculaires où les trachées primitives s'observent encore ; par contre, les vaisseaux les plus éloignés du pôle sont exactement sous le liber externe. C'est la structure hypocotylaïre, ou si l'on veut le raccord entre la tige et la racine le plus typique, avec dans le même faisceau un mélange des caractères de la tige et de la racine.

Cette structure du type 4 est suivie d'un élargissement du cylindre central, dû au grand développement que prend la moelle ; mais cela a été précédé par l'apparition du liber interne. Il est différencié dans une cellule tantôt accolée à un vaisseau de bois, tantôt séparée de lui par une seule cellule de parenchyme. Nous n'en avons trouvé d'abord que dans 3 faisceaux puis dans le quatrième. Dans une cellule de dimensions semblables à celles du parenchyme ligneux, nous trouvons une cloison isolant une toute petite cellule qui s'agrandit rapidement aux dépens de la cellule-mère, sans agrandissement de cette dernière d'ailleurs. De sorte que si nous montons dans l'hypocotyle, nous dirons que le liber interne commence à se former et qu'il va se substituer en quelque sorte à cet élément parenchymateux, en le trans-

formant anatomiquement et physiologiquement ; si au contraire nous allons vers la racine, nous dirons que la dernière forme sous laquelle une cellule libérienne interne se présente à nous, c'est une cellule de parenchyme qui pour être parfois en contact direct avec le bois, donne ainsi la preuve la plus évidente du caractère fasciculaire de cette formation.

A un niveau supérieur, la moelle s'est développée davantage ; les vaisseaux de bois sont plus nombreux et on n'observe plus de pôles ligneux radiculaires ; le liber interne est plus différencié ou tout au moins plus abondant, mais il ne s'observe pas toujours dans l'un des faisceaux ; il garde partout les mêmes relations avec le bois.

Considérons maintenant une coupe passant bien au-dessus du talon hypocotylaïre. La structure du cylindre central est alors la suivante : Il y a un anneau libérien externe assez régulier et enfin des traces foliaires sont visibles, mais sont simplement représentées par la trachée primitive ; dans les plans radiculaires ou encore cotylédonaïres, on ne trouve pas de liber interne. Il n'en est pas de même de part et d'autre de la trace foliaire et sous les faisceaux hypocotylaïres. Dans l'une des traces foliaires, le liber interne est différencié, ainsi que nous l'avons fréquemment observé dans cette plantule, dans une cellule accolée au bois lui-même ; d'une façon générale, les éléments qui ont formé ce liber, sont semblables à ceux du parenchyme vasculaire sus-jacent, qu'il soit libérien ou ligneux ; ici comme ailleurs, aucun caractère morphologique n'est susceptible de rattacher le liber interne à la moelle formée de grandes cellules arrondies avec méats intercellulaires, et qui sur sa périphérie passe insensiblement à l'anneau vasculaire.

A un niveau supérieur, le liber interne tend à se rapprocher de la trace foliaire, d'autre part, il devient plus abondant et maintient toujours ses relations avec le faisceau de bois ou avec l'anneau vasculaire en général. Au-dessus, les traces

foliaires perdent beaucoup de leurs caractères et en particulier le liber interne se rapproche du plan cotylédonaire. Ce sont des vaisseaux libériens de raccord avec la feuille cotylédonaire. On en trouve non seulement en dedans du bois, mais encore dans une partie de l'anneau vasculaire où le bois n'est pas différencié. Aucune formation secondaire n'existe encore, et l'assise génératrice n'est même pas individualisée ; de sorte que nous trouvons en allant de l'extérieur vers l'intérieur : du liber externe en plages isolées les unes des autres par une grande cellule ; elles sont ainsi assez régulièrement disposées sous le péricycle ; puis une zone de petites cellules polyédriques qui nous conduit insensiblement à du liber interne qui a les mêmes caractéristiques que le liber externe, mais qui a aussi parfois ses éléments plus groupés, particulièrement en dedans des faisceaux de bois.

Au-dessus, les faisceaux cotylédonaire commencent à s'individualiser; le liber interne est devenu presque aussi abondant que le liber externe et, fait important, les deux formations sont susceptibles de communiquer entre elles. Lorsque les pétioles cotylédonaire s'individualisent morphologiquement, on trouve dans chacun d'eux, deux faisceaux doubles qui tendent à se réunir dans le plan médian. Cela se manifeste non seulement par la présence d'îlots libériens externes disposés d'un faisceau à l'autre, mais aussi par le liber interne qui présente maintenant des éléments différenciés dans la région axiale même du faisceau unique qui est en formation ; ils sont pour ainsi dire intercalés entre les deux groupes vasculaires dans le tissu parenchymateux qui les sépare encore, et enfin, l'élément le plus central n'est séparé du liber externe que par une seule cellule conjonctive. La jeune tige qui se trouve entre les cotylédons a seulement 2 ou 3 vaisseaux de bois, du liber externe bien développé et du liber interne localisé en dedans de la trace ligneuse, ce qui le lie étroitement aux formations foliaires. Enfin, les pétioles présentent également un cambium très actif, dans lequel du

bois secondaire s'est différencié et parfois aussi du liber interne.

Dans la feuille cotylédonaire proprement dite, nous trouvons très souvent le liber interne différencié dans une cellule accolée au bois. C'est donc là un caractère assez constant chez *Asclepias curassavica*. D'autre part, on en trouve également dans les plus grosses nervures latérales toujours en contact avec le bois et séparé du tissu palissadique par une

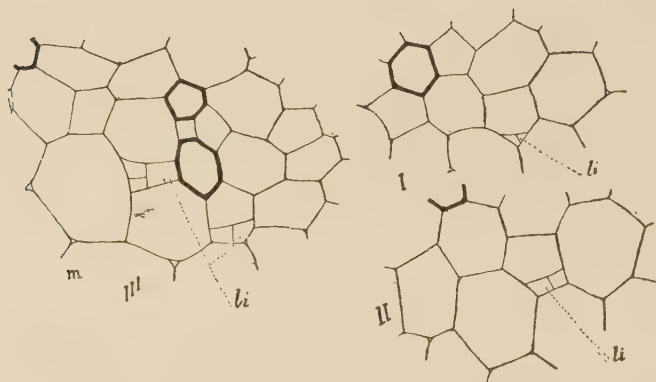


Fig. 31. — *Asclepias curassavica*. I-II. Différenciation du liber interne.
III. Rapports du liber interne avec le faisceau de bois.
m, moelle; *li*, liber interne.

assise de parenchyme ; nous ajoutons, enfin, qu'à la faveur des raccords entre nervures secondaires et nervure principale, on observe des liaisons entre liber interne et liber externe qui dans l'axe même du faisceau se rapprochent jusqu'à venir en contact.

Si nous considérons maintenant une plantule plus jeune, à feuilles cotylédonaires non étalées, nous observons dans l'hypocotyle 2 ou 3 vaisseaux de bois par faisceau ; et d'une façon générale les relations du liber interne avec le bois sont aussi bien, si ce n'est mieux caractérisées que dans l'échantillon précédent. Fréquemment, nous observons du liber

interne différencié dans une cellule accolée à une trachée soit en dedans du bois, soit latéralement sur la même rangée transversale ; et cela peut même être observé sur un même faisceau ainsi que nous l'avons représenté (fig. 31). Nous ne croyons pas que sur la position occupée par le liber dans cette figure on puisse douter de son caractère fasciculaire.

Ici également, nous observons une apparition du liber interne tout à fait caractéristique. Nous voyons d'abord un cloisonnement sur deux côtés adjacents de la cellule libérienne (fig. 31, I). En faisant varier le point du microscope, on voit l'un des points d'insertion de la cloison sur la membrane cellulaire, s'éloigner de l'autre qui reste fixe, de telle façon que l'élément libérien prenne en définitive l'aspect que nous avons représenté (fig. 31, II).

Là où le bois n'existe pas, les éléments du liber interne sont séparés de ceux du liber externe par un petit nombre de cellules et parfois deux seulement. Cette séparation enfin n'existe même pas à certains niveaux où les deux tissus se relient par des formations homologues intermédiaires, de telle sorte que nous sommes en présence d'un faisceau libérien qui s'étend transversalement du bord externe de l'anneau vasculaire au bord interne (fig. 32). C'est une anastomose, fait qui devient ainsi d'une observation assez courante dans le présent travail.

Enfin dans les feuilles cotylédonaire, nous trouvons du liber interne aussi bien différencié que précédemment, ce qui montre que son évolution se fait plus lentement dans l'hypocotyle que dans les cotylédons. Il disparaît peu avant la fin de la nervure médiane.

Nos observations porteront maintenant sur un échantillon très jeune ayant à peine 1 centimètre de longueur : les cotylédons sont encore fortement insérés dans le tégument de la graine et l'hypocotyle ne se distingue guère de la radicule. Nous n'avons trouvé que du liber externe commençant à se différencier dans un procambium très actif. La

seule indication de liber interne que l'on trouve dans cette plantule, c'est dans la feuille cotylédonaire, au-dessus d'une trachée qui a un début de lignification, une cloison transversale affectant une cellule du parenchyme supérieur accolée à cette trachée.

Si nous nous basons sur cette observation, ce serait de ce point que nous devrions faire partir la différenciation du

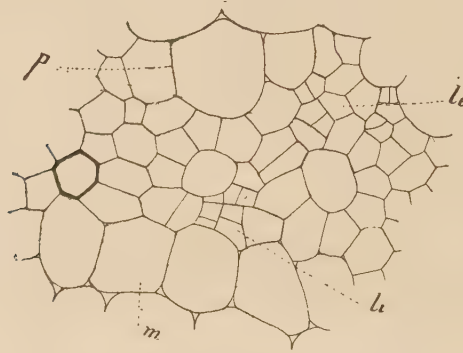


Fig. 32. — *Asclepias curassavica*. Anastomose entre liber interne : *li* et liber externe : *le*.

liber interne. Mais n'ayant pas pu contrôler le fait sur d'autres échantillons du même âge, nous nous abstenons de conclure en ce sens, bien que nous ayons la certitude que cette cellule est réellement une cellule libérienne de par les reflets nacrés de ses membranes. Nous nous bornons à signaler pour cette plantule la rapidité avec laquelle évolue le liber interne dans les cotylédons, tandis que dans l'hypocotyle son évolution est plus lente ; et enfin les rapports multiples qu'il présente avec le faisceau normal, soit avec le bois, soit même avec le liber externe.

9° *Oenothera americana*

La racine d'Oenothère a une structure très complexe qui l'éloigne des types étudiés jusqu'ici ; cela est si vrai que Gérard puis Lamounette qui étudièrent tous les deux la même plantule *Oenothera biennis*, ont donné chacun un type différent : 3 a dit Gérard, 2 a dit Lamounette. Nous n'avons pas eu la possibilité d'étudier *Oenothera biennis* ; mais *Oenothera americana* a donné le type 4 ainsi que nous l'avons figuré (fig. I, pl. VIII).

Dans l'hypocotyle, les 2 faisceaux ligneux disparaissent où ne sont plus représentés que par des traces comme *b-b'* ; les 2 autres sont formés d'un protoxylème et d'un métaxylème ; que séparent parfois une ou deux cellules de parenchyme. Dans l'axe même du cylindre central, là où au-dessous existait du bois, il existe désormais un conjonctif qui s'élargira de plus en plus au fur et à mesure que l'on s'approchera du sommet de l'hypocotyle ; ses éléments ont un contour polygonal très régulier, avec ou sans méats intercloisonnaires.

Cette structure se maintient assez longtemps dans l'hypocotyle et le liber interne n'apparaît que peu avant la formation des faisceaux cotylédonaire. Les vaisseaux de bois deviennent simplement plus nombreux, mais aucune espèce d'orientation dans la différenciation de leurs éléments ne peut être mise en évidence. Nous sommes là en présence de vaisseaux de raccord entre tige et racine. Le raccord avec la feuille cotylédonaire est direct : plan cotylédonaire et plan ligneux radiculaire se confondant.

Nous observons pour la première fois du liber interne sous la forme d'un seul élément intéressant un des faisceaux. Mais il s'est différencié un peu latéralement comme s'il était surtout une trace foliaire et non une trace cotylédonaire. Il n'y a rien de régulier dans sa différenciation ; tantôt cela

s'est fait dans une grande cellule séparée du bois par un élément de parenchyme, tantôt au contraire la cellule est petite et de dimensions analogues à celles où s'est formé le liber externe.

Dès lors, la différenciation s'accroît rapidement mais toujours de façon inégale pour les 2 faisceaux; 5 ou 6 éléments libériens correspondant à un faisceau se sont déjà différenciés, que dans l'autre le liber interne commence seulement à apparaître sous la forme d'un simple cloisonnement transversal affectant une cellule, dont les relations avec le bois sont les mêmes que celles que nous avons déjà constatées (fig. III, pl. VIII). A ce niveau, il est incontestable que les éléments libériens les plus proches du faisceau doivent être considérés comme des traces cotylédonaire, tandis que d'autres comme li_1 seraient des traces foliaires; ils représentent en tout cas, en dehors du liber externe, les premières indications de ces traces que nous ayons dans l'hypocotyle.

Au-dessus se forment les faisceaux cotylédonaire; le liber interne y est bien caractérisé; on ne trouve que 1 à 2 cellules libériennes par faisceau ligneux, toujours séparées du bois au moins par un élément de parenchyme: mais elles sont bien plus distinctes du tissu médullaire qui est en ce moment bien caractérisé par ses grandes cellules avec méats intercloisonnaires.

Si nous observons maintenant la trace foliaire, nous voyons qu'elle n'est plus représentée que par un massif procambial ou seul le liber externe est visible, moins différencié; tandis qu'il est impossible, pour l'instant, de rattacher les cloisonnements les plus internes du procambium à une formation de liber interne, cette activité étant générale et aucun caractère ne distinguant plus spécialement cette région d'une autre.

Plus haut dans une région où les cotylédons sont individualisés morphologiquement, le liber interne est moins diffé-

rencié (fig. V, pl. VIII). Il y a une simple cloison transversale affectant un certain nombre de cellules qui présentent les plus grandes relations morphologiques avec le parenchyme vasculaire, où ce cloisonnement peut parfois se continuer. Il y a toujours lieu de constater qu'une différenciation analogue ne se retrouve toujours pas dans l'autre pétiole. Cette inégalité remarquable au point de vue structure anatomique et que nous avons d'ailleurs observée à un degré moindre dans *Solanum seethefolium* est certainement en rapport avec la disposition alterne des feuilles sur l'axe. Mais ce n'est là qu'une simple remarque ; nous nous bornons à signaler la relation qu'il y a entre les deux faits : à savoir que, bien que morphologiquement opposées, l'une des feuilles cotylédonaire paraît être plus jeune que l'autre au point de vue anatomique. Le liber interne disparaît d'ailleurs rapidement dans cette feuille peu après le début du limbe.

Nous avons étudié un certain nombre d'autres échantillons du même âge, ce qui nous a permis de faire des observations complétant ou corroborant celles précédemment faites. D'abord l'inégal développement du liber interne dans les pétioles est un fait absolument constant. Ensuite, la première fois que l'on observe du liber interne dans la trace foliaire, c'est en dedans d'un procambium n'ayant différencié que le liber externe (fig. VI, pl. VIII). Cette figure représente une trace foliaire où le fait que nous venons de signaler est particulièrement net. Nous observons du liber externe (*le*), un parenchyme intermédiaire qui formera le bois et une cellule libérienne interne (*li*). Ici également, cela ne s'observe que dans une trace foliaire, l'autre est dépourvue de liber interne.

Enfin, avant le passage dans les pétioles cotylédonaire, le liber interne tend à se grouper en dedans du bois (fig. IV *a* et IV *b*). Nous avons constaté des faits analogues dans d'autres plantules déjà étudiées.

L'étude de jeunes échantillons nous donne très peu de

renseignements. Il est extrêmement difficile, de mettre en évidence des stades de différenciation intermédiaires entre celui que nous venons de considérer et celui où le liber in-

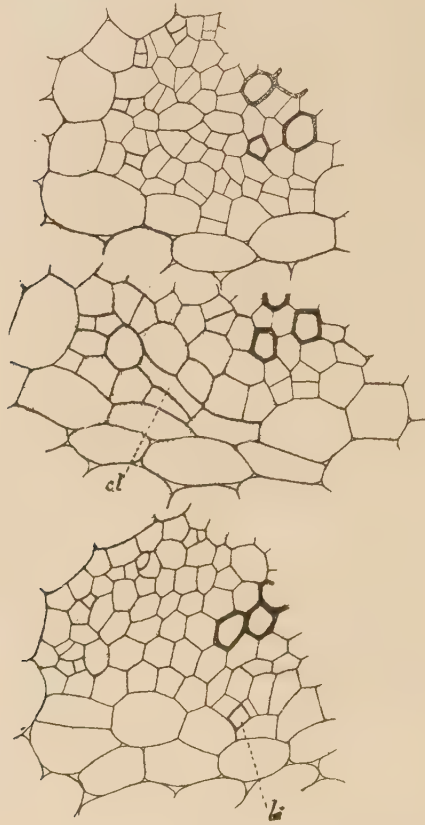


Fig. 33. — *Oenothera americana*. Partie latérale d'un faisceau pétiole avec anastomose entre liber interne et liber externe ; *cl*, canal libérien établissant l'anastomose.

terne fait complètement défaut, alors même que bois et liber primaires sont différenciés dans l'hypocotyle. Son apparition est assez brusque et son évolution très lente, en exceptant cependant la trace foliaire où le liber interne est incontestablement procambial.

Nous avons vu dans un chapitre précédent que Col faisait dériver le liber interne de l'externe par recouvrement unilatéral ou bilatéral du bois par le liber externe. Nous avons vu également que ce fait devait être rattaché aux différents cas d'anastomoses que nous avons observés entre les deux tissus. Il en est ainsi pour le pétiole cotylédonaire de *Oenothera americana*. On peut se rendre compte que dans cet organe, il y a recouvrement, formation d'un canal libérien; et lorsque ce dernier disparaît, il existe, en dedans du bois, un élément libérien qui n'existait pas au-dessus (fig. 33). Mais sur le même échantillon nous avons observé plus haut du liber interne finissant en aveugle. Nous reviendrons plus loin sur ces faits.

En résumé la plantule d'*Oenothera americana* se caractérise par un liber interne périphérique à la moelle, et qui n'est jamais aussi abondant que dans *Physalis* ou même *Asclepias*. Toutefois, c'est près des cotylédons qu'il y en a le plus et c'est ce qui nous amène à considérer cette partie supérieure de l'hypocotyle comme étant le point de départ de sa différenciation. Mais les cotylédons eux-mêmes peuvent former du liber interne par recouvrement du bois par le liber externe. Bien que ce fait ne soit pas général, il est néanmoins une preuve incontestable que le liber interne se rattache au faisceau et non à la moelle.

10° *Cucurbita pepo* D C

Etudiée par de nombreux auteurs, la famille des Cucurbitacées fut pour Hérail une exception quant à la nature du liber interne, qu'il reconnaissait là être bicollatéral. Lamourette qui étudia la plantule émit de sérieuses réserves sur cette opinion et il tend à considérer le liber interne ayant là comme ailleurs le caractère médullaire.

Son argument le plus fort fut que, contrairement à ce que

tous les auteurs avaient cru observer jusqu'alors, la différenciation du liber interne, est nettement postérieure à celle du liber externe. Les partisans de de Bary se basaient sur la formation simultanée des deux libers ; cette observation étant considérée comme erronée, leur idée s'effondrait du même coup. Col, et surtout Baranetzky obtinrent des résultats intéressants, intermédiaires en quelque sorte entre ceux déjà énoncés ; pour Baranetzky la différenciation est postérieure, mais elle s'effectue cependant aux dépens d'un certain nombre de cellules vasculaires. C'est exactement ce que nous nous sommes efforcé de montrer dans toutes les plantules étudiées jusqu'ici. Reprenons donc l'étude d'une cucurbitacée à seule fin de savoir, si vraiment nous devons faire de cette famille une exception ou si elle rentre dans la généralité des observations que nous avons déjà faites.

Nous ne décrivons pas de façon précise le passage de la tige à la racine ; nous rappellerons simplement que le renflement du talon hypocotylaïre est corrélatif d'un dédoublement des faisceaux radiculaires. Ils sont à proprement parler des raccords entre la racine et les faisceaux cotylédonaïres qui sont au nombre de 6. C'est au moment où se produit le premier raccord qu'apparaît le liber interne ; cela n'est d'ailleurs pas simultané dans les 8 faisceaux. Le liber est bien différencié dans les faisceaux qui en possèdent, mais il est relativement peu abondant ; il n'y a en effet que quelques éléments libériens tous séparés du bois par une cellule de parenchyme. Ici nous devons faire remarquer que le liber interne a absolument le même aspect, la même configuration que nous avons observée dans certains exemples précédents, comme *Vinca major* ou *Solanum nigrum*, bien qu'il ait été question alors de la tige, ou encore des plantules comme *Ipomea*, *Nolana*. Il se forme dans des cellules qui sont semblables à celles du faisceau normal.

Dans d'autres faisceaux, le liber interne est indiqué par un simple cloisonnement transversal. Les cellules qui se

divisent se groupent de façon à s'étaler contre le bord interne du faisceau ou bien encore de façon à pénétrer assez profondément dans la moelle. Enfin, nous avons pu observer, fait important, une cellule libérienne en contact avec une trachée qui n'est plus qu'à l'état de trace.

Nous étudions maintenant une coupe faite assez près de l'insertion des feuilles cotylédonaire, dont ce sont précisé-

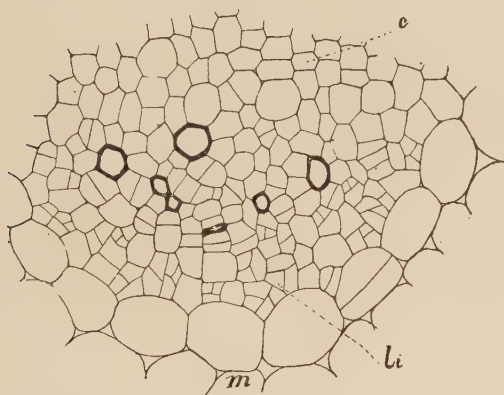


Fig. 34. — *Cucurbita pepo*. Partie interne de faisceau hypocotylaïre avec liber interne différencié. Le cambium est nettement distinct au-dessus en *c*.

ment les traces au nombre de 6. Si nous voulions établir une formule pour le passage de la racine à la tige, *Convolvulus tricolor* et *Cucurbita pepo* auraient la même. C'est ainsi que le faisceau médian du pétiole provient de la réunion de deux autres, hypocotylaires, qui eux-mêmes se raccordent pour former l'un des faisceaux de la racine. Les deux autres proviennent chacun d'un groupement de faisceaux hypocotylaires différents. Le liber est maintenant abondant (fig. 34) ; nous en retrouvons différencié dans des cellules en contact avec le bois, ou encore il existe des vaisseaux d'origine primaire, isolés au milieu d'une véritable plage libérienne ; ce sont très probablement des trachées autour desquelles tout

le parenchyme incontestablement vasculaire s'est libérifié. Entre les 2 faisceaux hypocotylaires, qui vont se raccorder au faisceau médian du pétiole, existe un conjonctif dont les éléments se montrent particulièrement actifs. De part et d'autre et en dedans des faisceaux, ce cloisonnement s'oriente et devient nettement transversal ; il sépare ainsi une zone où le liber interne est bien différencié du bois et du parenchyme qui se trouve au-dessus. C'est un autre exemple de fausse assise génératrice dont l'activité aboutira à la formation de liber interne secondaire. Il y a dans tout cela une certaine similitude entre liber externe et liber interne, car la régularité du cloisonnement des cellules intermédiaires entre bois et liber anormal s'apparente ici, du simple point de vue morphologique à l'assise génératrice libéro-ligneuse ; en tout cas, ce cloisonnement se comporte vis-à-vis du liber interne de la même façon que l'assise génératrice normale se comporte vis-à-vis du liber externe.

Au-dessus, au moment de l'individualisation morphologique des cotylédons, nous avons encore observé du liber interne accolé à un vaisseau de bois primaire. Tout le parenchyme dont nous avons signalé précédemment l'activité se montre encore plus actif entre les 2 faisceaux qui unis au-dessous, tendent à en former 2 autres qui vont irriguer le limbe de la feuille cotylédonaire. Le pétiole est d'ailleurs extrêmement court. D'une façon générale la nervure médiane et les premières nervures latérales ont du liber interne, tandis que les autres en sont dépourvues. Partout il est en contact avec un vaisseau de bois sans aucun élément intermédiaire : la même rangée transversale des cellules internes du faisceau donnant parfois indifféremment du bois et du liber. On en trouve jusqu'au sommet de la feuille, mais le liber interne disparaît toujours avant le liber externe, ce qui justifie déjà l'observation de Lamounette : les deux libers ne se forment pas simultanément.

Si nous observons maintenant les premières feuilles diffé-

renciées entre les cotylédons, qui ne sont encore que sous la forme de mamelons foliaires, nous voyons dans le procambium un arc de liber et de parenchyme qui recouvre latéralement le bois, en dedans duquel on ne trouve que les éléments d'un conjonctif dont quelques-uns sont cloisonnés transversalement. Ce conjonctif est en continuité avec le parenchyme libérien externe de part et d'autre du pro-

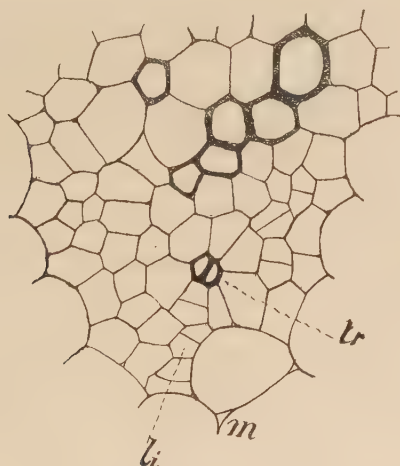


Fig. 35. — *Cucurbita pepo*. Jeune faisceau avec début de différenciation de liber interne. À ce stade le liber externe est bien différencié.

tr, trachées ; *li*, liber interne ; *m*, moelle.

toxylème. Le liber interne n'est donc pas aussi bien caractérisé que le prétendent les partisans de de Bary ; cette observation se fait encore plus nettement dans une jeune plantule ayant environ 1 cm. 1/2 de longueur qui a ses cotylédons insérés dans le tegmen. Dans aucun faisceau, nous n'avons observé du liber interne bien caractérisé ; cependant le bois est bien différencié et le liber externe également. En dedans du bois, on trouve simplement un parenchyme identique au parenchyme vasculaire supérieur et où parfois

il y a un ou deux cloisonnements, qui donneront ultérieurement les premiers éléments libériens (fig.35). Lorsque ceux-ci commencent à se différencier, ils ne sont pas toujours en contact avec le bois comme le prétend Hérail, mais séparé le plus souvent par une ou même deux cellules susceptibles elles-mêmes d'évoluer et de donner du liber interne, auquel cas le contact s'établit alors entre les deux formations. Ceci prouve que tout cet ensemble constitue réellement un parenchyme vasculaire, étroitement lié dès lors au faisceau.

Nous pourrions faire des observations analogues sur *Cucumis melo*, où en particulier, les relations entre le faisceau et le liber interne sont les mêmes : c'est bien dans le tissu procambial mais après le liber externe et le bois que se différencie le liber interne. Nous avons cru d'autre part observer des communications entre ces 2 tissus, mais nous ne pouvons malheureusement être ici aussi catégorique que nous l'avons été dans les cas semblables signalés plus haut. Les premières cellules libériennes internes dans *Cucumis melo*, par exemple, se forment sur les parties latérales du faisceau et sont assez proches du liber externe ; d'ailleurs nous avons déjà dit qu'un conjonctif existait entre eux à l'exclusion de tout vaisseau de bois.

En résumé, nous devons surtout retirer de cette étude que le liber interne des Cucurbitacées se forme suivant un processus identique à ce que nous avons constaté jusqu'à présent pour les autres plantules. Nous avons observé là comme ailleurs, de fréquents contacts entre bois et liber interne ; nous avons également noté qu'il se formait dans le procambium auquel un faux cambium s'adjoignait extérieurement peu après et alors son évolution devenait très rapide. Enfin, il descend plus ou moins dans l'hypocotyle suivant les faisceaux que l'on considère.

11° *Cuphœa platycentra*

Lamounette en étudiant la famille des Lythrarées, nota l'absence du liber interne dans *Lythrum salicaria* et *Cuphœa lanceolata*. L'étude de ces plantules, petites et fragiles, est extrêmement délicate et nous n'avons pu faire d'observations intéressantes que sur *Cuphœa platycentra*. En raison des résultats obtenus, résultats qui contredisent ceux de Lamounette, nous aurions été heureux d'étudier en même temps *Cuphœa lanceolata*; néanmoins la présence du liber interne dans *Cuphœa platycentra* est trop nette pour qu'elle ne soit pas générale; mais sa distribution est aussi très particulière, et sous ce rapport cette plantule se sépare de toutes celles que nous avons étudiées jusqu'ici.

Sur une coupe faite dans la racine, nous avons observé 3 faisceaux de bois et 3 massifs libériens externes. Deux des faisceaux de bois sont plus importants que l'autre; l'ensemble délimite intérieurement un parenchyme formé d'éléments polygonaux sans méats intercloisonnaires.

Au-dessus, il y a eu formation de nombreux vaisseaux d'un métaxylème réunissant les trois faisceaux ligneux de façon à former un véritable anneau, plus ou moins régulier, englobant un parenchyme semblable à celui que nous avons observé précédemment et dans lequel nous voyons maintenant apparaître le liber interne. Il faut insister sur le fait que nous sommes ici dans la racine, ainsi que l'attestent ses formations les plus caractéristiques existant à ce niveau : poils radicaux ou racines adventives, comme on peut s'en rendre compte (fig. 36). Le liber interne est séparé du bois par un élément du conjonctif central. On voit (fig. 36) qu'il est très bien différencié et qu'il n'est surtout ni plus jeune, ni plus âgé que le liber externe. Ceci pourrait laisser supposer qu'il y a eu formation simultanée. Nous verrons ce qu'il en est ultérieurement.

Au-dessus, on observe une communication nette entre les 2 libers. Elle se fait de telle sorte qu'au moment du passage, les éléments intermédiaires sont englobés entre 2 vaisseaux de bois ; on peut ainsi observer sur la même coupe de l'intérieur vers l'extérieur, du liber intra-ligneux, interligneux et enfin externe. Cette anastomose s'est faite au niveau d'une racine adventive.

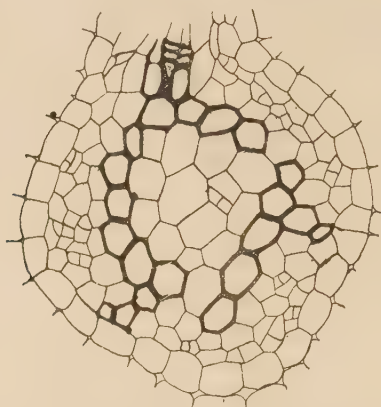


Fig. 36. — *Cuphæa platycentra*. Liber interne radulaire.

Le cylindre central s'élargit de plus en plus et le liber garde la même position interne dans un parenchyme devenu plus abondant. Nous sommes maintenant dans l'hypocotyle. Corrélativement à cet élargissement du cylindre central, l'anneau ligneux est rompu en plusieurs points de façon à délimiter de nouveau les trois faisceaux précédents : 2 radiculaires, et le troisième étant une trace foliaire avec 3 vaisseaux différenciés au-dessous d'un liber externe bien caractérisé. Les cellules du centre du cylindre central tendent désormais à prendre une forme arrondie, ce qui indique que la moelle commence à se former. Dès lors, le liber interne qui était naguère axial devient périphérique ; il est d'autre

part curieux de constater qu'il est immédiatement moins différencié et présente toutes les caractéristiques d'une disparition prochaine (fig. 37. *li*) ; il y a un cloisonnement unique analogue à ce que nous avons constaté chez *Asclepias curassavica*.

Au-dessus, on n'observe plus de liber interne. On l'observe pour la dernière fois très près du liber externe. Le paren-

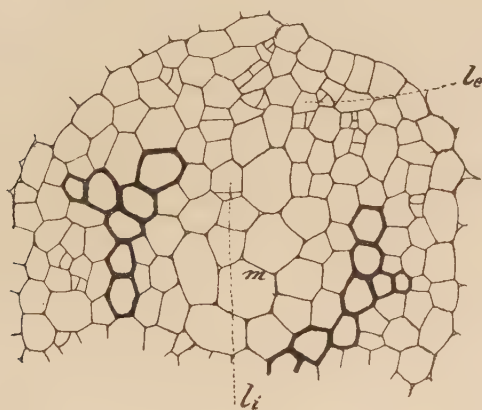


Fig. 37. — *Cuphœa platycentra*. Elargissement de la moelle *m* et liber interne peu avant sa disparition au sommet de l'hypotycole.

chyme dans lequel se trouve ces deux formations est identique : ce sont de petites cellules qui semblent s'être différenciées à la manière d'un tissu secondaire dont les rangées iraient jusqu'au centre du cylindre central, dans la région des grandes cellules médullaires. Ce parenchyme disparaît aussitôt et nous n'avons pas pu observer un raccord quelconque entre ces 2 libers. A ce niveau, la trace foliaire ne présente plus qu'un seul vaisseau de bois qui est la première trachée.

Au-dessus, le liber interne s'observe de nouveau, mais cette fois en dedans de la trace foliaire. Il a déjà différencié

2 éléments dont l'un est en contact avec la trachée, et l'autre, séparé par une seule cellule de parenchyme. L'autre trace foliaire présente à peu près les mêmes caractères que nous avons observés dans le mamelon foliaire d'*Atropa Belladonna*. Mais il y a plus de régularité dans le cloisonnement de la partie du procambium qui donnera le bois. Ceci nous amène à considérer la petite cellule plus interne qui se signale également par son activité comme étant celle qui doit donner le liber interne d'après ce que nous savons sur la position d'un des éléments libériens de l'autre trace (fig. 38).

Sur une coupe faite au sommet de l'hypocotyle, au moment de la formation des feuilles cotylédonaires, on n'observe plus de liber interne en dedans des traces foliaires ; d'autre part, les cotylédons en sont totalement dépourvus, ce qui prouve que le liber interne de *Cuphœa platycentra* est essentiellement de nature foliaire.

Cependant l'étude d'échantillons jeunes nous indique que le liber interne peut être bien différencié dans la racine et ne pas se rencontrer dans l'hypocotyle : ce fait pouvait d'ailleurs être prévu. Devons-nous considérer ce liber interne de racine comme une trace foliaire qui descendrait très bas dans la plantule, alors même que rien n'accuse la différenciation des premières feuilles ? Sa différenciation évolue de bas en haut, et d'autre part, il est curieux d'observer que les relations du faisceau avec le liber interne sont les mêmes depuis son apparition dans la racine jusqu'à sa disparition dans l'hypocotyle. Il se trouve d'abord dans une cellule du parenchyme central dans une position presque axiale ainsi que nous l'avons figurée (fig. 36). Il est séparé du bois par une cellule. Au fur et à mesure que l'on monte dans la racine, puis dans l'hypocotyle, il occupe une position de plus en plus périphérique en rapport avec l'élargissement du cylindre central, élargissement dû en grande partie à la formation de la moelle. Malgré cela, les rapports avec le faisceau n'ont pas changé. Il y a toujours une cellule inter-

médiaire. C'est le même fait que nous avons observé dans d'autres plantules et qui plus que tout autre argument, prouve le caractère fasciculaire du liber interne et le rattache en même temps aux traces foliaires.

L'étude d'une plantule très jeune ne nous donne pas d'autre résultat, si ce n'est une différenciation presque simultanée du liber interne et du liber externe dans la racine.

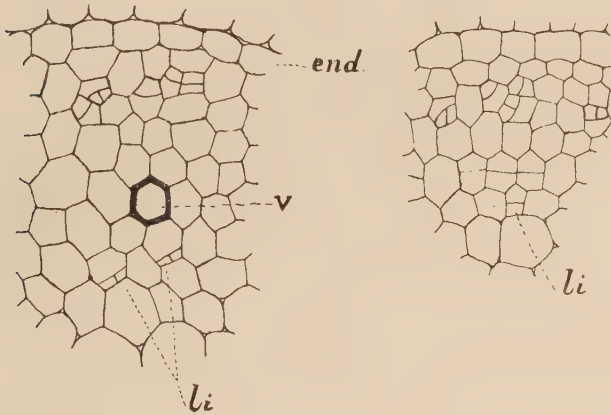


Fig. 38. — *Cuphœa platycentra*. Traces foliaires avec liber interne différencié ou au début de sa différenciation; *v*, vaisseau primaire; *li*, liber interne.

Il n'y a alors que 2 vaisseaux de bois par faisceau et une des cellules du parenchyme central est cloisonnée transversalement. Le liber externe est déjà représenté avec 2 cellules compagnes par élément, ce qui prouve une différenciation précédant de peu celle du liber interne. Il en a été de même d'ailleurs pour la plupart des exemples étudiés jusqu'ici.

12° *Vinca rosea*, *Lactuca sativa*, etc.

Au deuxième stade de l'évolution de la plantule de *Cuphœa platycentra*, nous avons observé du liber interne dans la racine et son absence dans l'hypocotyle. Il existe mainte-

nant un certain nombre de plantes ayant du liber interne dans la tige, et n'en ayant pas par contre dans la racine ou dans l'hypocotyle. Telles sont 2 Composées liguliflores que nous avons étudiées *Lactuca sativa* et *Scorzonera* sp. Vuillemin (47) a signalé la présence de liber anormal dans la tige de ces Composées, et cependant, nous n'en avons trouvé nulle part dans la plantule. Nous avons poussé les germinations jusqu'aux premières feuilles, supposant que le développement du tissu secondaire aurait entraîné la formation du liber interne : nous n'en avons pas trouvé davantage. Il en a été de même pour une Apocynée que nous avons étudiée : *Vinca rosea* ; Lamounette a d'ailleurs déjà noté le fait. Cependant Van Tieghem a trouvé du liber interne dans les grosses racines ; il est donc sans doute nécessaire d'attendre l'âge adulte de toutes ces plantes pour en observer. Nous notons simplement qu'une plante peut parfaitement avoir du liber interne dans la tige et ne pas en posséder dans la racine et dans l'hypocotyle du moins dans son jeune âge.

CONCLUSIONS.— A) *Notions sur l'hypocotyle en général*

B) *Nature du liber interne dans la plantule.*

a) N'ayant encore étudié l'hypocotyle que sous un point de vue très restreint, il serait très prématuré de notre part de vouloir en parler de manière générale. Les auteurs se livrent d'ailleurs sur cet organe à une controverse âpre, ardente, à laquelle nous ne voulons pas participer ; et nous nous bornons ici à exprimer ce qui est notre conviction basée sur les quelques observations faites au cours de nos recherches et aussi sur les notions les plus classiques.

C'est essentiellement une région de raccord entre la tige et la racine ; ce raccord s'effectue par un nombre variable de vaisseaux établissant l'anastomose entre les deux structures. Il y a non seulement raccord des vaisseaux, mais aussi raccord de la moelle de la tige au tissu occupant l'axe du

cylindre central radiculaire : ce dernier pouvant donner du bois ou du liber interne, lequel devient toujours périphérique au fur et à mesure que se forme la moelle. Il y a dans la vie de l'hypocotyle 2 phases distinctes : l'une primaire, où le raccord s'effectue par un petit nombre de vaisseaux ; l'autre secondaire, où le raccord s'effectue par un tissu cambial entraînant la résorption des vaisseaux procambiaux de la première phase, fait que nous avons déjà observé dans la tige. A ce moment l'hypocotyle perd beaucoup de son individualité première. On peut distinguer une partie apicale ou épicotylée, où l'anneau vasculaire est interrompu dans le plan cotylédonaire, et une partie proximale ou radiculaire, où le cambium a moins d'importance et où les faisceaux radiculaires apparaissent dans les plans cotylédonaire.

b) Le liber interne au point de vue de sa distribution est fonction de la nature même de l'hypocotyle. Nous ne l'avons observé qu'une fois dans la racine (*Cuphœa platycentra*) ; dans l'hypocotyle, nous distinguons :

1° Son apparition au sommet de l'hypocotyle : (*Convolvulus tricolor*, *Solanum seethefolium*, *Asclepias curassavica*, *Oenothera americana*, *Ipomea volubilis*). Il est alors toujours en dedans des traces foliaires ou cotylédonaire et périphérique à la moelle.

2° Son apparition à la base de l'hypocotyle : *Solanum ovigerum*, *Physalis pubescens*, *Atropa Belladonna*, *Nolana atriplicifoliata*, *Cucurbita pepo*, *Cucumis melo*. Si la racine est du type 4, le liber interne est périphérique ; si elle est du type 2, il est axial, mais devient périphérique dans la région de l'épicotyle : cela est lié à la formation de la moelle comme un effet à sa cause.

D'un autre point de vue, que ce soit par suite du fonctionnement d'une fausse assise génératrice comme dans *Convolvulus*, ou l'accolement fréquent des cellules libériennes avec le bois, le liber interne se comporte ainsi toujours comme faisant partie du faisceau.

Il apparaît après le liber externe dans une région de la plantule qui peut être localisée aux abords du sommet de l'hypocotyle et de la base des cotylédons. Il évolue très rapidement, et, dans certains cas, il devient plus abondant que le liber externe. Il se différencie de bas en haut dans la feuille cotylédonaire ; ce qui fait que certains cotylédons sont dépourvus de liber interne sur les $\frac{2}{3}$ du parcours de la nervure médiane. Il atteint dans d'autres le sommet de cette nervure et existe même parfois dans les nervures secondaires (*Solanum ovigerum*) ; il disparaît toujours avant le liber externe. Dans la partie radiculaire de l'hypocotyle, sa différenciation s'effectue de haut en bas. Le nombre d'éléments libériens internes diminue au fur et à mesure que l'on s'approche de la racine où nous n'avons observé du liber interne que dans un seul exemple étudié.

En se différenciant de haut en bas, le liber interne arrive à occuper une position axiale à la base de l'hypocotyle ; il forme même, comme dans *Solanum ovigerum*, une véritable traînée de cellules libériennes internes allant d'un faisceau libérien externe à l'autre. C'est là le parallèle de ce qui se produit de façon constante pour le bois, au-dessous, un peu avant ou un peu après la disparition du liber interne : l'union en un seul faisceau des deux faisceaux primitifs. Les parenchymes, qui, indifférents d'abord, évoluent dans les 2 sens que nous venons d'indiquer, sont parfaitement homologues ; nous verrons pour quelles raisons dans nos conclusions générales.

CHAPITRE IV

QUELQUES EXEMPLES D'ANASTOMOSES ENTRE LIBER INTERNE ET LIBER EXTERNE.

Dans la première partie de ce travail, nous avons fait allusion à la théorie du recouvrement par laquelle Col en particulier a voulu expliquer la formation du liber interne ; nous avons montré qu'il n'en était rien, et que nous devons

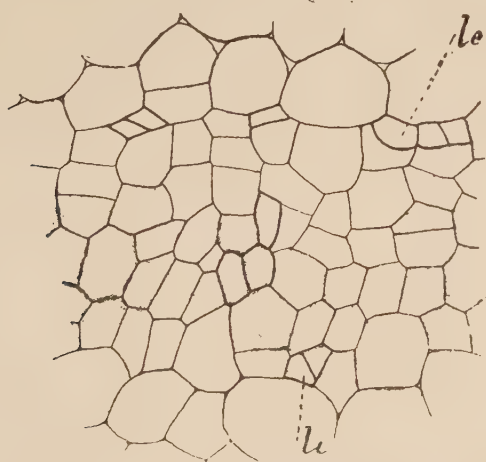


Fig. 39. — *Fuchsia coccinea*. Liber interligneux médian lié au liber externe: *le* (stade intermédiaire).

considérer des recouvrements comme ceux de la nervure médiane de la feuille de *Vinca major* comme une simple anastomose entre liber interne et externe.

Tout au long de cette étude, nous avons eu l'occasion de faire quelques observations analogues, surtout dans les

plantules. Dans la tige elle-même, nous n'en avons fait qu'une seule, en réalité peu caractéristique car l'îlot libérien que nous représentons fig. 39 se relie au liber externe *le* et bien qu'il arrive très près du liber interne *li*, il n'y a jamais fusion des 2 éléments. En somme, dans le cas présent qui se rapporte à la tige de *Fuchsia coccinea*, il y a possibilité d'existence d'un liber interligieux aux dépens du liber externe. Enfin il faut noter la direction des cloisonnements des cellules qui laisse supposer une scission prochaine de l'anneau vasculaire en vue de la formation d'un faisceau pétioleaire.

Mais dans le pédoncule floral de ce même *Fuchsia coccinea*, on observe des anastomoses très nettes et s'effectuant d'une manière différente que dans la feuille de *Vinca major*. Il y avait alors toute une série d'éléments intermédiaires allant du liber interne au liber externe : il y a maintenant liaison brusque des 2 tissus par une ou plusieurs cellules libériennes qui sur la coupe transversale sont visibles en longueur. C'est un véritable canal libérien analogue à celui que nous avons représenté (fig. 40) pour *Physalis pubescens*. C'est à la faveur de la formation des différents faisceaux qui se rendent dans les pièces florales que nous observons ces anastomoses. Il y a communication non seulement d'un îlot libérien interne avec un élément libérien externe d'un faisceau, mais aussi parfois avec celui d'un faisceau voisin. Les 2 canaux libériens ne sont alors séparés que par de grandes cellules analogues à celles qui constituent un endoderme. Ces canaux, dans leur partie externe, sont séparés du bois par l'assise génératrice libéro-ligneuse et dans sa partie interne par les éléments qui partout ailleurs séparent le liber interne du bois.

Dans les plantules, il y a possibilité plus grande d'anastomose, pour la simple raison que les grandes variations de structure de l'hypocotyle, en rapprochant fréquemment liber interne et externe, facilitent les communications entre les deux tissus.

Dans le pétiole cotylédonaire de *Ipomea volubilis*, peu avant qu'il soit complètement séparé de la jeune tige, on voit le liber interne intéressant tout un côté du faisceau émigrer rapidement vers la partie axiale, s'y concentrer et de là passer brusquement dans l'intervalle compris entre le pôle ligneux et les vaisseaux latéraux, pour se fusionner en définitive avec le liber externe. Nous avons représenté (fig. 21) un stade intermédiaire de ce passage. Le liber interne li_1 est à mi-parcours en quelque sorte. Il est curieux de constater que ce raccord n'intéresse que le liber interne d'un côté du faisceau seulement ; l'autre en est encore pourvu, et il est fort probable que ses éléments finissent en aveugle. Comme toujours, cette anastomose n'indique nullement que le liber interne se forme aux dépens du liber externe. Et d'ailleurs, le fait ne s'observe pas de façon constante.

C'est surtout dans la famille des Solanées que nous avons observé des communications analogues à celles que nous venons de décrire. Sur 4 exemples étudiés, 3 ont présenté ces anastomoses : *Solanum ovigerum*, *Atropa Belladonna*, *Physalis pubescens*.

Soit une coupe passant à la base de l'hypocotyle de *Solanum ovigerum*, un peu au-dessus du niveau où apparaît le liber interne. Le nombre d'éléments libériens correspond environ à celui que nous avons représenté fig. 24. En faisant varier le point du microscope, nous voyons un faisceau libérien comme li_1 donner naissance à 2 autres, dont l'un se fusionne avec le liber externe le , tandis que l'autre pénètre plus profondément dans le parenchyme central. Ceci montre bien que c'est là une anastomose d'ordre secondaire ; cependant, si nous observons une plantule plus jeune, nous voyons que le faisceau libérien groupe d'une façon homogène liber interne et liber externe : le liber interne devient alors progressivement externe : c'est une anastomose qui marque la disparition du liber interne. Dans une plantule plus jeune, le liber interne s'observe seulement dans la partie supérieure

de l'hypocotyle. Il y a également anastomose pour *li* (fig. 24).

Enfin il y a irrégularité dans le phénomène, car après ces communications on peut encore observer du liber interne (fig. 23). Il persiste encore, alors que les faisceaux de bois sont réunis au centre ; il tend alors à devenir externe, mais nous n'avons pas observé d'anastomose pour cet élément. Ceci n'est visible que dans une plantule âgée et semble être en rapport avec la marche basipète de la différenciation dans cette partie de la plantule.

Dans la Belladone, il y a des faits assez différents. Il apparaît en effet que le liber externe n'a aucune relation avec le liber interne. C'est ce dernier qui se comporte de façon très curieuse, vis-à-vis des faisceaux de bois. On le voit en effet pénétrer à un certain niveau proche des cotylédons entre 2 vaisseaux ligneux, et allant même prendre une position qui serait externe si nous nous bornions à observer une plantule assez jeune, mais qui est tout simplement interligneuse dans une plantule plus âgée. Le liber interne gravite en quelque sorte autour du bois du moins pour ses éléments périphériques ; rappelons d'autre part que cette région est formée d'éléments très actifs avant la différenciation du liber interne.

Dans l'Alkékenge, nous avons observé une anastomose sous la forme d'un canal libérien (*cf* fig. 40), unissant le liber interne *li* au liber externe *le* de la même façon que dans *Fuchsia coccinea* ; tout le tissu secondaire en formation est traversé par la cellule de raccord, et on peut noter l'interruption brusque de ce tissu. Cette communication s'effectue dans une trace foliaire. Elle peut également s'effectuer et cela dans le même échantillon, par des éléments intermédiaires analogues à ceux que nous avons observés dans *Solanum ovigerum*. Mais ici, c'est au sommet de l'hypocotyle et non pas à la base.

Une anastomose typique rappelant tout à fait la description qu'avait donnée Gérard à propos de la naissance du

liber interne chez les Solanées, a pu être observée dans la plantule d'*Asclepias curassavica*. Du liber externe au liber interne nous observons des éléments libériens peu nombreux en raison de la faible épaisseur de l'anneau vasculaire ; le liber interne apparaît progressivement aux dépens du liber externe. Mais si nous étudions d'autres échantillons,

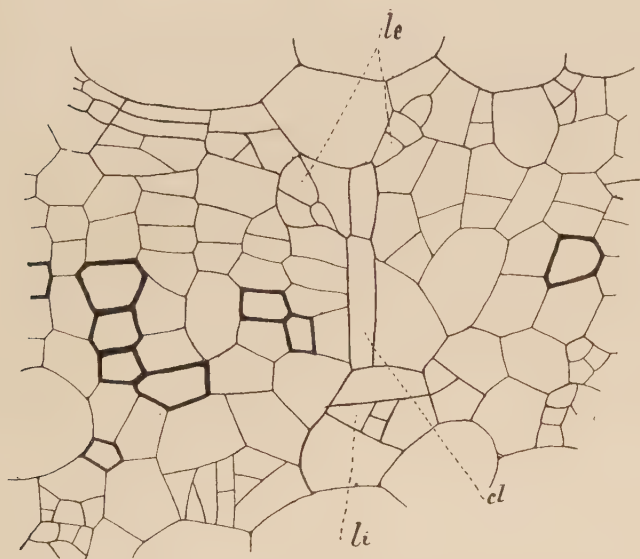


Fig. 40. — *Physalis pubescens*. Anastomose, sous la forme d'un canal libérien *cl*, entre liber interne *li* et liber externe *le*.

nous ne retrouvons pas ce phénomène, et surtout un *Asclepias* très jeune ne nous montre pas cette anastomose. Nous avons d'ailleurs montré de façon très précise comment apparaît le liber interne dans la plantule d'*Asclepias*. En réalité, ces communications se produisent à un niveau quelconque ; nous en avons observé au sommet de l'hypocotyle de la plantule la plus âgée que nous avons étudiée ; celle qui correspond au deuxième stade nous a permis également d'observer une union du liber externe au liber interne (fig. 32),

Ici il n'y a pas naissance du liber interne mais réellement simple anastomose.

Nous avons déjà décrit une anastomose dans le pétiole cotylédonaire de *Oenothera americana*. Il s'effectue brusquement sous la forme d'un canal libérien comme dans *Fuchsia* ou *Physalis*. Bornons-nous maintenant à constater

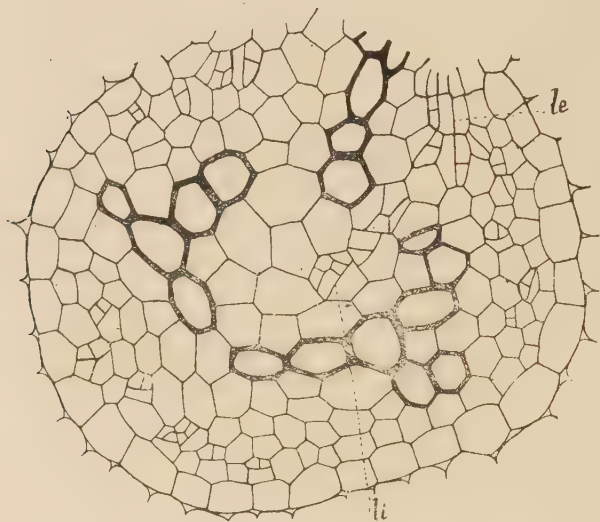


Fig. 41. — *Cuphœa platycentra*. Anastomose à la faveur de la formation d'une racine adventive.

que ce fait est loin d'être général ; nous ne l'avons observé qu'une seule fois. D'autre part en raison de la marche de la différenciation dans le pétiole cotylédonaire, cette anastomose apparaît comme étant d'ordre secondaire et facultative en quelque sorte, bien que nous fassions des réserves sur ce dernier caractère dans le cas présent.

Il ne nous reste plus maintenant qu'à étudier un dernier exemple ; cette fois il intéresse une racine : celle de *Cuphœa platycentra* (fig. 41). A la faveur d'un départ des fais-

ceaux dans une racine adventive, on voit l'îlot libérien du centre du cylindre central, se mettre en rapport avec d'autres cellules libériennes qui passant entre 2 vaisseaux de bois, vont s'unir avec le liber externe. La figure représente le liber peu avant la réunion. Cela est très net. Dans des échantillons jeunes, des faits analogues s'observent, mais on ne peut considérer cela comme étant à l'origine du liber interne, car il y en a au-dessus et au-dessous de l'anastomose.

En résumé, nous devons conclure qu'il existe entre liber interne et externe des possibilités de communications surtout dans les feuilles, les pièces florales, les pédoncules floraux (au moment de la formation des différents faisceaux des pièces florales) et enfin les plantules. Cela peut se produire brusquement comme dans *Physalis pubescens* par exemple, ou par des éléments intermédiaires en nombre variable suivant l'épaisseur de la zone vasculaire. Enfin, ces anastomoses sont une preuve de plus en faveur du rattachement au faisceau du liber interne.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Tout au long de ce travail, nous nous sommes efforcé de mettre en évidence les rapports que le liber interne avait avec le faisceau ; en particulier, nous avons montré qu'il se différenciait fréquemment dans une cellule accolée au bois primaire. Il perd ultérieurement ce contact par résorption des vaisseaux primitifs, ainsi que nous l'avons observé dans le pétiole de *Fuchsia coccinea* ; mais il peut aussi le garder surtout si c'est au contact d'un vaisseau de bois secondaire qu'il s'est formé (*Convolvulus arvensis*).

D'une façon générale, il se forme entre le liber interne et le bois un tissu intercalaire formé d'éléments secondaires et primaires, ou résultant encore de l'activité d'une fausse assise génératrice qui a contribué à la formation du liber interne. Tout comme le liber externe, le liber interne procède ainsi à la fois d'un procambium et d'un cambium ; il apparaît avant le bois secondaire ou même primaire mais toujours après le liber externe.

Ce même contact entre liber interne et bois, a été retrouvé d'une façon presque constante dans certaines plantules comme *Physalis pubescens*, *Asclepias curassavica*, *Solanum ovigerum*, etc. D'autre part, la formation progressive de la moelle dans l'hypocotyle de plantules à racines binaires, entraînant l'émigration à sa périphérie du liber interne qui est axial plus près de la racine, rattache cette formation de façon décisive au faisceau.

Nous avons utilisé également des caractères morpholo-

giques comme les dimensions et la forme des cellules ; ils sont assez aléatoires ; mais il est tout de même curieux de constater que dans un ensemble de cellules conjonctives, formant des méats avec les grandes cellules de la moelle, celles qui sont libériennes sont les seules à ne pas en former. Nous avons observé des faits analogues non seulement dans des tiges comme *Vinca*, *Fuchsia*, *Solanum*, *Convolvulus arvensis*, mais encore dans des plantules comme *Convolvulus tricolor* ou *Oenothera* par exemple. Enfin, dans *Convolvulus tricolor*, lorsque des méats existaient entre cellules libériennes internes, cela était général pour toutes les cellules du parenchyme vasculaire.

En résumé, nous avons opposé dans la plantule le tissu occupant l'axe du cylindre central de la base de l'hypocotyle, à celui qui en occupe le sommet. Nous avons donné pour cela une importance primordiale aux idées classiques dues aux travaux de Hanstein, Flot, sur le rôle et le fonctionnement des initiales de la tige et de la racine. Le tissu du cylindre central de la racine provient de l'activité d'une ou de plusieurs initiales donnant les vaisseaux et le parenchyme ; la moelle de la tige par contre diffère fondamentalement de la zone vasculaire, car elle résulte de l'activité d'une initiale ou d'un groupe distinct d'initiales.

Cette séparation primordiale des tissus n'est pas admise par tous les auteurs ; et c'est surtout depuis ces dernières années que sous l'influence des travaux de Chauveaud, on se mit à nier ce que l'on était habitué à considérer comme des faits bien établis ; allant même plus loin, on déclara que le tissu primaire n'existe que dans la racine et qu'il n'existe pas dans la tige.

Nous n'avons pas étudié la question de façon spéciale ; mais nous croyons que c'est un peu trop simplifier les choses, car les premières trachées (qui sont très caractéristiques du tissu primaire) s'observent nettement. Nous renvoyons, par exemple, aux figures Ia, IIa et IV de la

planche V, représentant des traces foliaires de *Vinca major*, où il existe au moins 2 vaisseaux *vv'*, qu'à moins d'opérer de savants détours dans le parenchyme sus-jacent, il est impossible de rattacher aux rangées cambiales, d'ailleurs peu différenciées. Nous renvoyons également à la trace foliaire de *Cuphæa*, où la première trachée est visible, nettement distincte de tout tissu secondaire. L'autre trace par contre présente déjà une assise génératrice, très limitée d'ailleurs ; mais en profondeur, il s'effectue immédiatement un cloisonnement intercalaire et il est fort probable sinon certain que ce dernier aboutit aussi bien à la formation d'une trachée que d'un élément libérien interne. Il y a donc une zone vasculaire qui fonctionne avant le cambium ; on l'a appelé procambium, et nous ne croyons pas qu'il faille renoncer à cette notion.

« La spécificité cellulaire n'existe pas » (1), disent encore ces auteurs. Il est évident qu'au point de vue histologique, il est impossible ou plutôt il a été impossible jusqu'à présent de différencier les cellules dans un méristème et *a fortiori* dans un embryon. Mais dès l'apparition du premier vaisseau, il y a tout de même à ce moment spécificité, pas suffisante évidemment pour que l'on puisse dire que telle cellule donnera à coup sûr du bois ou restera conjonctive, mais suffisante si on veut l'admettre comme une généralité que la structure d'une plante donnée nous oblige à concevoir. La constance relative de cette structure nous amène à penser qu'elle est déterminée par l'activité de certains éléments qui dans le méristème ont déjà un rôle défini ; ils ne diffèrent peut-être pas au point de vue histologique, mais ils diffèrent par les directions de leurs cloisonnements, et sous ce rapport il y a spécificité. La tige ne s'organise pas au hasard, mais suivant un schéma fixe auquel préside l'activité d'initiales différentes suivant les régions que l'on considère.

1. Souèges (49).

Mais nous voici bien loin du liber interne et de sa nature. En exposant ces questions, nous avons eu le seul but de justifier la présence du liber interne dans l'axe du cylindre central à la base de l'hypocotyle de certaines plantules. L'origine commune du tissu axial et des faisceaux est la meilleure explication, croyons-nous, que l'on puisse donner de ce fait, car cela facilite son évolution dans le sens bois et liber pour une raison qui nous est bien entendu absolument inconnue. Il ne nous reste plus maintenant qu'à qualifier le liber interne. Le terme de bicollatéral introduit par de Bary serait tout indiqué, si on ne voulait pas désigner par là une différenciation simultanée des deux libers aux dépens du procambium. Cette simultanéité peut exister, mais en tout cas n'est pas générale. Le terme de pérимédullaire au sens où Flot entend ce mot, ne peut se justifier que pour la tige seule à l'exclusion des organes qui en dépendent : fleurs, feuilles, et surtout il est inutilisable pour les plantules.

Nous avons maintes fois utilisé le terme de fasciculaire ; nous l'emploierons d'une façon générale, d'autant plus qu'il s'oppose nettement au terme de médullaire dont on s'est servi parfois. Nous rattachons ainsi le liber interne là où il doit l'être logiquement : au faisceau.

BIBLIOGRAPHIE

1. BARANETZKY. — Recherches sur les faisceaux bicollatéraux (*Annales des Sciences Naturelles*, 7^e série, 1900).
2. BERTRAND (C.-G.-E.). — La théorie du faisceau (*Archives du Nord de la France*, 1880).
3. BEAUVISAGE. — Sur les fascicules criblés enclavés dans le bois secondaire de la Belladone (*Journal de Botanique*, 1891, page 161).
4. BARY (de). — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne (Leipzig, 1877).
5. BONNIER. — Sur l'ordre de formation des éléments du cylindre central dans la tige et la racine (Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. CXXXI, p. 781, 1900).
 — Sur la différenciation des tissus vasculaires de la feuille et de la tige (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. CXXXI, p. 1276, 1900).
6. FLOT. — Sur l'origine commune des tissus dans la tige et la feuille des Phanérogames (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. CXXXI, p. 1319, 1900).
7. BOUYGUES. — Etudes sur le pétiole (Actes Société Linnéenne de Bordeaux, t. LV, 1900 et 1901).
 — Structure, origine et développement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones (Thèse Sciences, Paris-1902).
8. CAPUS. — Anatomie du tissu conducteur (*Ann. des Sciences naturelles* 6^e série, t. XII, 1872).
9. CHAUVEAUD. — Sur le développement des tubes criblés chez les Angiospermes (Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, t. CXX, 1895).
 — Sur les conséquences fâcheuses des séparations arbitraires en embryogénie (*Bulletin de la Société Botanique*, t. 72, 5^e série, t. I).
 — Le protoxylème centripète est toujours primaire, le soi-disant protoxylème centrifuge est souvent secondaire (*Bulletin Société Botanique* t. LXX, 4^e série, t. XXIII, 1923).
 — Appareil conducteur des plantes vasculaires (*Annales des Sciences naturelles*, 9^e série, 1911).
10. CLOS. — Du collet dans les plantes (*Annales des Sciences naturelles*, 3^e série, t. XIII, 1849).
11. COL. — Relations des faisceaux médullaires avec les faisceaux normaux (*Journal de Botanique*, t. XVI, 1902).

11. COL. — Recherches sur la disposition des faisceaux dans la tige et les feuilles de quelques Dicotylédones (*Ann. des Sciences naturelles*, 8^e série, 1904, 19-20).
12. DANGEARD (P. A.). — Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine (*Le Botaniste*, 1^{re} série, 1889).
 — Mode d'union de la tige et de la racine chez les Angiospermes (*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 15 octobre 1888).
 — Recherches de morphologie et d'anatomie végétales (*Botaniste*, 1^{re} série, 5^e fascicule).
13. GAUDICHAUD. — Organographie végétale (*Annales des Sciences naturelles*, 2^e série, t. XV, 1841).
14. GÉRARD. — Recherches sur le passage de la tige à la racine (*Annales des Sciences naturelles*, 9^e série, t. XI, 1881).
15. GRÉLOT. — Sur le système libéro-ligneux floral des gamopétales bi-carpellées (*Annales des Sciences naturelles*, 8^e série, 1898).
16. FLAHAULT. — Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames (*Annales des Sciences naturelles*, 7^e série, t. III, 1786).
17. FISCHER. — Untersuchung über die Siebröhrensystem bei d. Cucurbitaceen (Berlin, 1884).
18. FRÉMONT (M^{lle}). — Sur les tubes criblés extra-libériens dans la racine des Oenothracées (*Journal de Botanique*, 1891, p. 194).
19. FLOT. — Recherches sur la zone pérимédullaire de la tige (*Annales des Sciences naturelles*, 7^e série, t. XVIII, 1893).
20. HARTIG. — Wollständige naturgeschichte der forstlichen culturpflanzen (Berlin, 1851).
21. HANSTEIN. — Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde (1864)
 — De la connexion qui existe entre la disposition des feuilles et la structure de la zone ligneuse des Dicotylédones (*Annales des Sciences naturelles*, 4^e série, t. VIII, 1857).
22. HÉRAUL. — Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones (Thèse Sciences Naturelles. Paris, 1885).
23. HOULBERT. — Recherches sur la structure comparée du bois secondaire (*Annales des Sciences naturelles*, 7^e série, t. XV, 1893).
24. HUGO MOHL. — Einige Andeutungen über die Organisation der Stammes (Berlin, 1855).
25. LIGNIER (O.). — De l'importance du système libéro-ligneux foliaire en anatomie végétale (*Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, t. CVIII, 1888).
 — De la forme du système libéro-ligneux foliaire chez les Phanérogames (*Bulletin Société linéenne de Normandie*, février 1889).
26. LECOMTE. — Contribution à l'étude du liber chez les Angiospermes (*Annales des Sciences naturelles de Botanique*, 7^e série, t. X, 1889).
27. LAMOUNETTE. — Recherches sur l'origine morphologique du liber interne (*Annales des Sciences naturelles*, 7^e série, 1890-11-12).
28. LEGER. — Le tissu criblé, (*Annales de la Société linéenne de Normandie*, t. XIX, 1897).
29. LIGNIER. — Anatomie comparée des Calycanthées, Melastomacées, Myrtacées (Thèse Paris, 1887).

30. MOROT. — Recherches sur le péri-cycle des Phanérogames (*Annales des Sciences naturelles*, 6^e série, t. XX, 1885).
31. PERROT. — Le tissu criblé (Thèse d'Agrégation à l'Ecole de Pharmacie de Paris, 1899).
32. PETERSEN. — Ueber das Auftreten bicollateraler Gefässbündel (*Bot. Centralblatt*, t. III, 1882).
33. PETIT. — Le pétiole des Dicotylédones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxinomie (Thèse Paris, 1887).
— Nouvelles recherches sur le pétiole des Phanérogames (*Société linéenne de Bordeaux*, 1889, page 11).
34. RUTZOU. — Botanik Tidsskrift, 1881.
35. SANIO. — Ueber endogen Gefässbündelbildung (*Botanik Zeitung*, 1865).
36. SCHREIBER. — *Botanik Zeitung*, 1865.
37. SCOTT AND BREBNER. — On internal phloem in the root and stem of Dicotyledones (*Annals of Botany*, 1891).
38. SOLEREDER. — Article sur le liber interne dans Systematische Anatomie der Dicotyledonen (Stuttgart, 1899).
39. SAM BUCHET. — Article sur l'hypocotyle (*Bulletin de la Société botanique*, t. 70 série 4^e, 1923).
40. STRASBURGER. — Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Iena, 1891.
41. TRECUL. — Ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens (*Annales des Sciences naturelles*, 6^e série, t. XII, 1881).
— Accroissement des végétaux ligneux (*Annales des Sciences naturelles botanique*, 3^e série, t. XIX, p. 65, 1853).
— Recherches sur l'origine des racines (*Annales des Sciences naturelles* 3^e série, 1846).
42. VAN TREGHEM. — Sur les tubes criblés extra-libériens et les vaisseaux extra-ligneux (*Journal de Botanique*, t. V, 16 avril 1891, page 122).
— Mémoire sur la racine (*Annales des Sciences naturelles*, 5^e série, XIII, 1871).
— Recherches sur l'origine des membres endogènes (*Annales des Sciences naturelles*, 7^e série, VIII, 1889).
— Sur la limite de la tige et de la racine dans l'hypocotyle des Phanérogames (*Journal de Botanique*, 1891).
43. VESQUE. — Caractères de l'anatomie des feuilles de Gamopétales (*Annales des Sciences naturelles*, 7^e série, t. I, 1885).
44. WEISS (J.-E.). — Das Merkmalständige Gefässbündelsystem in seiner Beziehung zu den Blattspuren (*Bot. Centralblatt*, t. XV, 1883).
45. DOULIOT. — Sur la croissance terminale de la tige (*Annales des Sciences naturelles*, 1890, 7^e série, 11-12).
46. RUSSOW et JANCZEWSKI. — Etudes comparées sur les tubes cribreux (Mémoire de la Société des Sciences naturelles de Cherbourg, XXIII 1841).
47. VUILLEMIN. — Sur la tige des Composées, 1884.
48. CHAUVEAUD. — L'organisation des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. Payot, 1921.
49. SOUÈGES. — Note à la Société Botanique. Séance du 12 décembre 1924.

PLANCHES HORS TEXTE

PLANCHE V

Vinca major.

Fig. IV. — Jeune trace foliaire de *Vinca major* avec début de différenciation de trachées et cloisonnement de deux cellules adjacentes.

Fig. II b). — Zone interfoliaire avec liber interne au début de sa différenciation.

Fig. II a). — Trace foliaire plus âgée avec liber interne bien différencié.

Fig. I a). — Trace plus âgée que la précédente.

Fig. I b). — Suite de la différenciation dans la zone interfoliaire avec fausse assise génératrice en dedans du cambium en voie de constitution.

Fig. III. — Feuille de *Vinca major* avec liber interne dans la petite nervure.

li = liber interne.

ii' = éléments libériens internes.

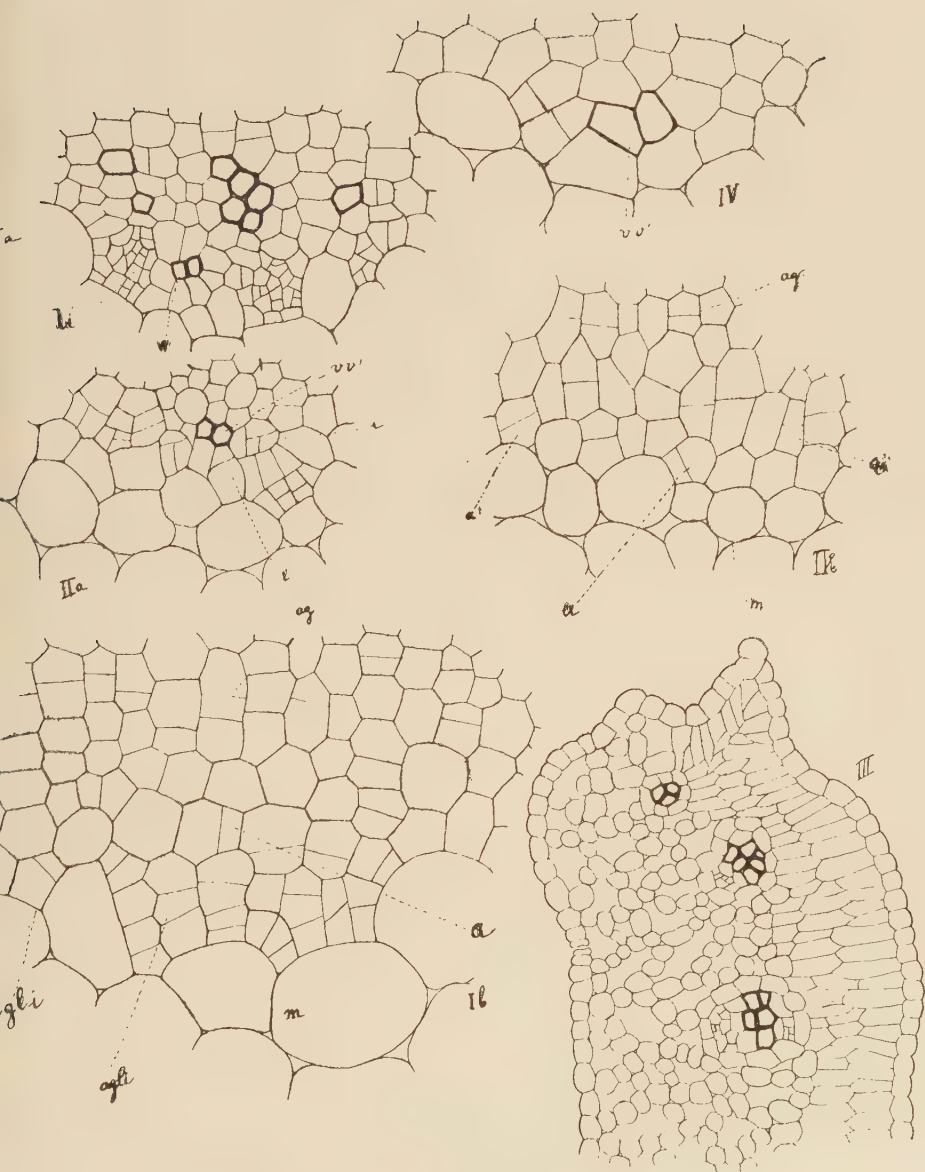
vv' = premières trachées.

cgli = cellules génératrices de liber interne.

agli = assise génératrice pour liber interne.

a, a', a'' = différents aspects morphologiques de cellules cloisonnées dans une zone interfoliaire.

m = moelle.



Vinca major.

PLANCHE VI

Nolana atriplicifoliata

Fig. I. — Racine de *Nolana*.

Fig. II. — Hypotocyle avec activité des cellules du centre du cylindre central.

Fig. III. — Groupement des cellules libériennes autour de la cellule *m*, première indication de la moelle.

Fig. IV. — Individualisation de la moelle.

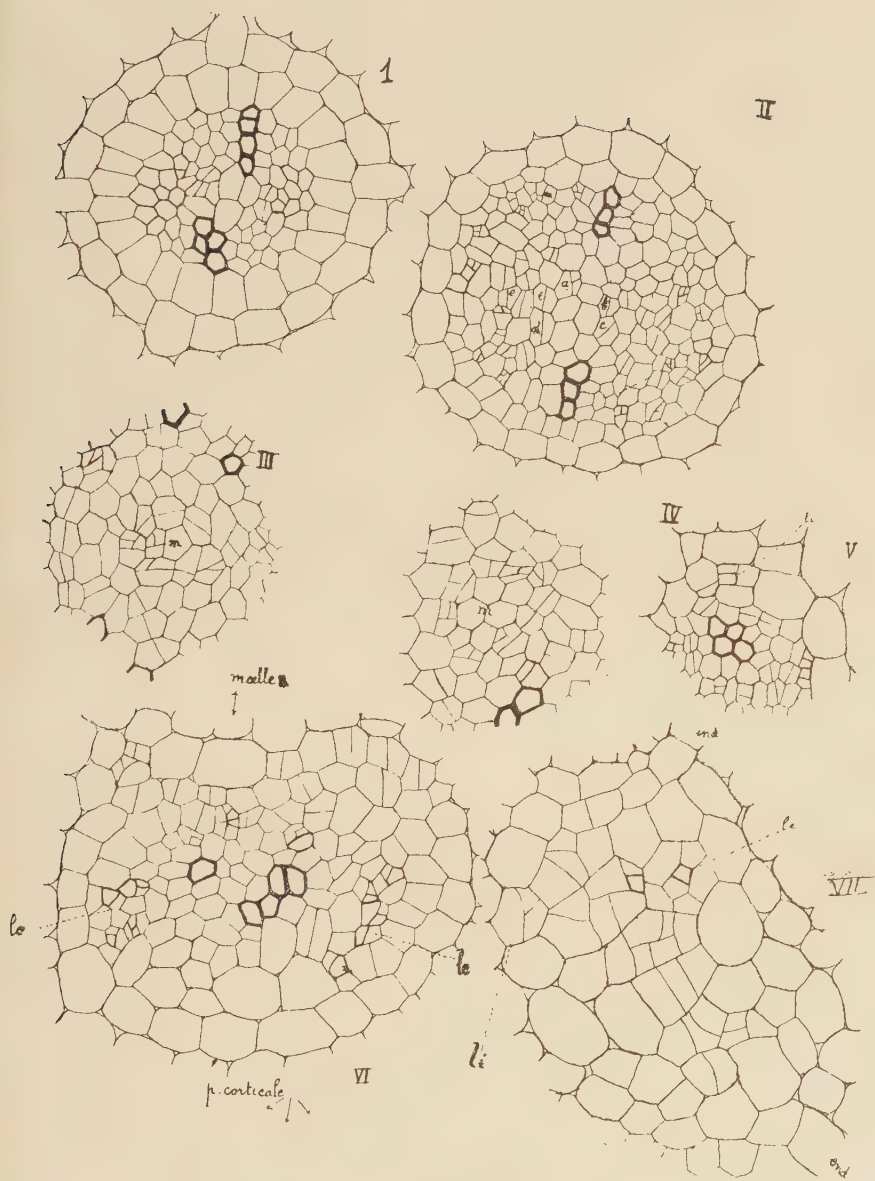
Fig. V. — Nervure médiane de la feuille cotylédonaire d'un jeune *Nolana* avec division cellulaire. *li* = liber interne différencié.

Fig. VI. — Pétiole cotylédonaire au début de sa formation.

Fig. VII. — Trace foliaire entre pétiole cotylédonaire.

li = liber interne.

le = liber externe.

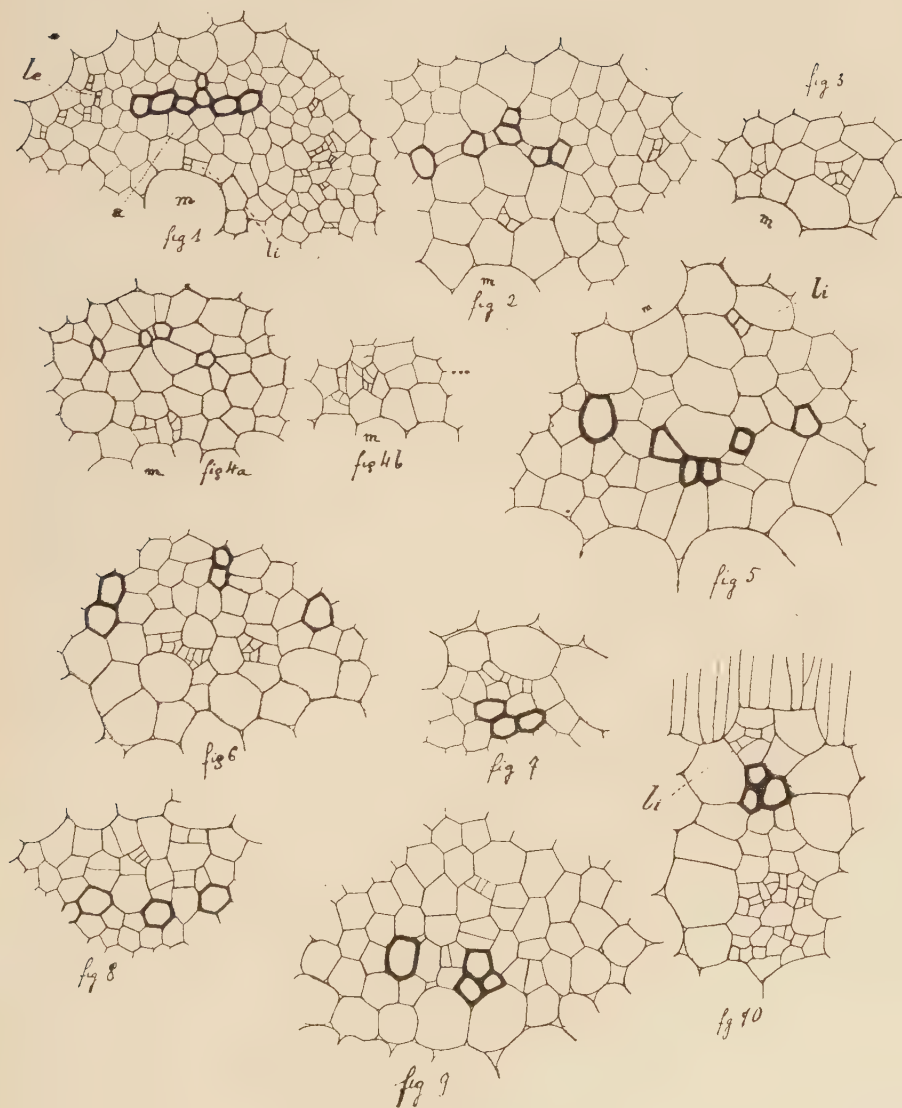


Nolana atriplicifoliata.

PLANCHE VII

Solanum seathefolium

- Fig. I. — Apparition du liber interne *li* dans l'hypocotyle; *m* = grande cellule médullaire.
- Fig. II. — Dissociation du faisceau radulaire et rapprochement du liber interne du bois.
- Fig. III. — Liber interne plus différencié à un niveau supérieur.
- Fig. (IV *a* et *b*). — Groupement du liber interne plus ou moins accusé suivant le faisceau que l'on considère.
- Fig. V. — Faisceau pétioleaire où le liber interne est moins développé que dans l'autre.
- Fig. VI. — Nervure médiane de feuille cotylédonaire avec nombreux éléments libériens.
- Fig. VII. — Liber interne à l'extrémité de la nervure médiane; contact avec le bois.
- Fig. VIII. — Activité du parenchyme environnant le bois dans jeune pétiole cotylédonaire
- Fig. IX. — Liber interne dans jeune hypocotyle au milieu d'un parenchyme très actif.
- Fig. X. — *Solanum ovigerum*. Liber interne *li* dans nervure secondaire de la feuille cotylédonaire.



Solanum seae-folium.

PLANCHE VIII

Oenothera americana

Fig. I. — Racine d'*Oenothera americana*.

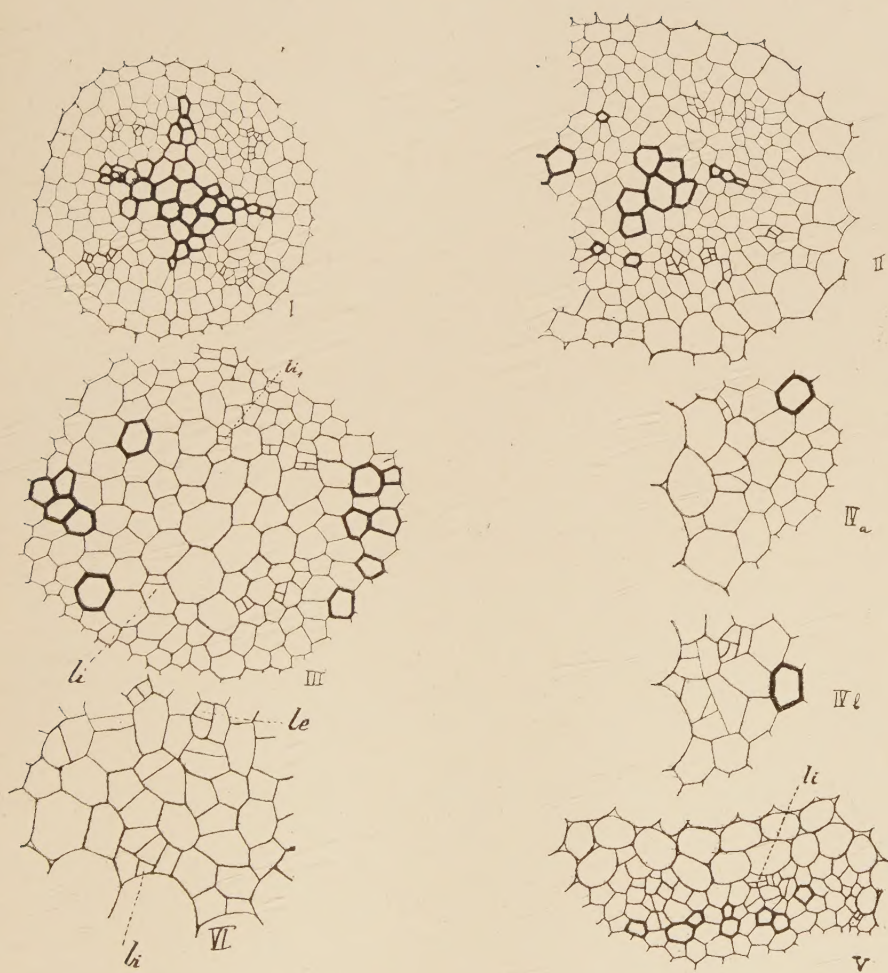
Fig. II. — Disparition de deux faisceaux d'*Oenothera* ; les vaisseaux de bois se groupent près des deux autres faisceaux.

Fig. III. — Liber interne différencié dans un faisceau et au début de sa différenciation dans l'autre : *li*, *li*₁ = trace libérienne interne de feuille.

Fig. IV (a et b). — Groupement plus ou moins accusé du liber interne avant le passage dans les cotylédons.

Fig. V. — Pétiole cotylédonaire avec liber interne et grande activité du parenchyme vasculaire.

Fig. VI. — Trace foliaire dans plantule plus âgée avec liber interne et externe bien différenciés, le bois ne l'étant pas. *li* = liber interne, *le* = liber externe.



Oenothera americana

